INFORME FINAL IX CLAZ PERU. Oct. 1983: pp. 37-57

Para Analia N. Lanteri
Con el reconocimiento de
OAReig

Estado Actual de la Teoría de la Formación de las Especies Animales

Osvaldo A. Reig

Universidad Simón Bolívar. Departamento de Estudios Ambientales. Apartado [illegible] Caracas 1081 - A. Venezuela. Dirección actual: Alsina [illegible] 1207 Buenos Aires, Argentina

CONFERENCIA GENERAL. IX Congreso Latinoamericano de Zoología, 9-15 Octubre 1983 — Arequipa - Perú.

INTRODUCCION

El título de su obra principal, "El origen de las especies" y el éxito y la resonancia histórica de su teoría de la selección natural, hacen que el nombre de Carlos Darwin se asocie naturalmente con la idea de que correspondió a este gran biologo inglés el mérito de haber resuelto el problema de cómo se originaron las especies a través de un proceso evolutivo explicado cabalmente por su propia teoría. Esta idea está tan arraigada, que para los adeptos emocionales del darwinismo y para aquéllos que sólo conocen superficialmente dicha teoría, podrá quizás parecer una blasfemia negar esa creencia. Y hasta podrá resultar blasfema una afirmación relativista que diga que no se encuentra cabalmente en su obra una teoría desarrollada de lo que hoy llamamos el proceso de la especiación, por más que Darwin haya tenido el mérito sustancial de generar una explicación convincente y corroborada por el desarrollo ulterior de la biología, de uno de los principales mecanismos de lo que él llamó "descendencia con modificación" y que ahora conocemos como evolución.

Podrá también parecer casi rayano en la apostasía afirmar que Darwin no estuvo en condiciones de resolver el problema de los mecanismos particulares responsables de la creación natural de las especies, porque él mismo participó de una concepción disolvente de la especie. Y disolvente en el sentido estricto de la palabra, pues fue una concepción que negó la propia existencia de las especies en tanto que entidades reales de la naturaleza, y que condujo a la paradoja de indagar en el origen de algo de cuya existencia se daba explícitamente una respuesta negativa. Podrá acelerar aún más la reacción rechazante del lector darwinista contumaz si afirmamos que, en realidad, Darwin no estaba en condiciones de responder, en un sentido cabal, al problema del origen de las especies, porque su teoría no había alcanzado el desarrollo suficiente para poder proporcionar una explicación adecuada de los mecanismos responsables del surgimiento de esas entidades cuya existencia intuída, era también rechazada.

Sin embargo, cualquier lector avisado de los textos de Carlos Darwin que esté también familiarizado con el desarrollo ulterior de su propia teoría de la evolución, aceptará como válidas estas provocativas aserciones introductorias. Ese lector crítico, para quien va dirigido este ensayo, sabrá también reconocer que el desarrollo de las ideas en las ciencias no responde a un patrón de crecimiento lineal, y comprenderá que el desarrollo de la explicación científica de la naturaleza es un proceso contradictorio y complejo, en el que los propios conceptos a explicar se van redefiniendo en el marco de una confrontación perturbadora entre nociones tradicionales vagas e imprecisas y las novedades impuestas por la incesante precisión que viene aparejada con el desarrollo experimental y teórico de la ciencia.

Nuestro lector podrá también aceptar que en el contexto de la versión darwiniana primigenia de la actual teoría de la evolución, era casi imposible formular una teoría satisfactoria de la especie y de la especiación. Esta teoría sólo fue posible con los enriquecimientos graduales que fue adquiriendo el darwinismo post-darwiniano, particularmente con la incorporación a su cuerpo de doctrina, del mendelismo y de la genética de poblaciones y, en tiempos posteriores, de la teoría ecológica. Fue sólo en los albores de la versión actual de la teoría evolutiva conocida como "la síntesis moderna" (Gould 1982) (que se plasmó en la tercera década de nuestro siglo, alrededor de 70 años después de la aparición de "El Origen de las Especies"), que el darwinismo remozado fue capaz de generar una teoría consistente de los mecanismos responsables del surgimiento de las especies. Desde entonces hasta mediados de la década de los años sesenta predominó una concepción paradigmática de la especiación, conocida como la teoría de la especiación geográfica o alopátrida. Pero en los últimos lustros, y particularmente en los últimos años, se produce una revitalización del interés de los biólogos teóricos y experimentales por el tema de la especiación, que no sólo ha remozado y enriquecido la teoría de la especie y de los procesos de su formación, sino que se ha extendido hacia otros ámbitos del pensamiento evolutivo, llegan-

do a conmover, según algunos autores, los cimientos mismos de la síntesis moderna (Campbell 1982, Gould 1983).

Me propongo en este ensayo bosquejar algunos de los momentos que me parecen más significativos en el proceso del advenimiento de la teoría de los procesos de la especiación, y brindar un panorama del estado que presenta esta teoría un siglo después de la muerte de nuestro ilustre biólogo, justamente homenajeado en la Universidad de Barcelona que tanto contribuyó al desarrollo del darwinismo por obra principalmente de sus insignes catedráticos Antonio Prevosti y Ramón Margalef aun en épocas de dificultad para el desarrollo de las ideas en esta España cuyo renacimiento vivimos tan entusiasmados, y que también merece un cálido homenaje de sus hijos, entre los que me cuento con orgullo, y de todos los hombres libres. El tiempo y el espacio no me permitirán realizar un examen exhaustivo de todos los puntos relacionados con el tema. Al lector que quede insatisfecho con el carácter fragmentario de este ensayo, se lo invita a leer las páginas complementarias que escribí no hace mucho sobre el tema (Reig 1981) y, con más decisión, a profundizarlo en excelentes tratamientos más actualizados como los de Mayr (1980, 1982, 1983), Gould (1982, 1983), Bush (1981, 1982), Templeton (1981, 1982), Ayala (1981, 1982) y los contenidos en los dos recientes volúmenes editados por Atchley y Woodruff (1981) y por White y Barigozzi (1982).

RAICES Y CONTRADICCIONES

Cuando Darwin comenzó, en sus primeros avatares, su indagación sobre el origen de la diversidad orgánica, la noción de especie tenía ya una larga historia y había sido objeto de profundas argumentaciones desde los tiempos de Aristóteles. El concepto preponderante entre los botánicos y zoólogos dedicados a la descripción de las plantas y los animales de su región, y acotados por las dificultades de transporte de la época, surgía de la observación de la existencia de discontinuidades morfológicas entre las distintas especies, que algunos naturalistas sagaces como Pernau y Zorn (Mayr 1982: 270) habían también correlacionado con otras características biológicas como los cantos, la nidificación, las pautas migratorias. Las especies eran entonces definidas como grupos de individuos similares que diferían de los individuos que pertenecían a otras especies particularmente por la existencia de brechas de desconección entre sus morfologías. Detectar las similitudes que unificaban a los individuos y precisar sus discontinuidades morfológicas era el objetivo principal de los taxónomos, como lo sigue siendo en gran medida en la práctica taxonómica contemporánea. Es fácil llegar a coincidir en que tanto en épocas predarwinianas como en la actualidad, el taxónomo que ejercita esa búsqueda de similitudes y discontinuidades para definir a las especies, no se plantea necesariamente profundos problemas filosóficos. Pero, como se ha insistido, esa concepción de la especie presupone que ellas representan distintos "tipos" de organismos "formas" que, indagando en profundidad en la explicación filosófica, se caracterizan por la posesión de esencias inmutables. De ahí surge la hermandad, señalada particularmente por Mayr en muchas de sus obras, pero también destacada por Hull (1965) y por otros autores, entre la concepción tradicional no-dimensional (por basarse en fauna o floras locales) y morfológico-discontínua de la especie de los taxónomos tradicionales, con la filosofía esencialista de la tradición platónico-aristotélica. Podría pensarse que hay algo de forzado en esto de adjudicar "ismos" filosóficos a la práctica de los taxónomos tradicionales; pero, sépanlo o no esos practicantes, todo indica que sus criterios de especie estaban teñidos de fuertes colorantes filosóficos.

Este concepto morfológico, tipológico y esencialista de la especie era necesariamente fijista —las especies representaban esencias permanentes e inmutables, según el pensamiento platónico. Con la adopción del cristianismo y del dogma de la creación, la idea de la constancia y la inmutabilidad de las especies se consolidó dentro de la interpretación creacionista: cada especie era una unidad de creación. Pues a pesar de los márgenes de amplitud del pensamiento de San Agustín, que reconocía que el acto de la creación consistía en haber dotado a la tierra, en el Tercer Día, del poder de producir las especies, la Reforma exigió una interpretación más literal de la Biblia: la creación personal e individual por obra del Hacedor de cada especie de animales y plantas antes de la creación de Adán (Mayr 1982: 255). Cabe advertir que esta concepción es realista, en el sentido de que reconoce a las especies como entidades reales, pero se trata de un realismo idealista, pues las especies se caracterizan por su esencia, que en última instancia, pertenece al mundo de las ideas (Reig 1982).

Es importante hacer hincapié en que la concepción de que las especies eran esencias trascendentes pertenecientes al ámbito de las ideas, se hermanó, como lo señaló Zirkle (1959), con la idea de que las especies que percibimos en el mundo a través de nuestros sentidos, no son más que apariencias ("fainomena") engañosas, erráticas y efímeras, concepción que sin duda actuó como soporte de la creencia en la generación espontánea y la transmutabilidad de las especies, que sólo con el advenimiento de las primeras manifestaciones de la ciencia moderna, en los Siglos XVI y XVII, y con los experimentos de Swammerdam y Redi, adquirió un descrédito definitivo e imprescindible para afianzar el desarrollo de una concepción más moderna de la especie (Reig 1982: 480-481).

Pero no fue esta la única concepción de la especie que existió en los tiempos predarwinianos. Quizás la primera reacción consciente en contra del realismo idealista, alimentada por el rechazo por parte de los partidarios de la incipiente ciencia moderna de las explicaciones esencialistas y por la afirmación de la confianza en la razón para entender y explicar el mundo exterior como objeto legítimo de conocimiento, fue el nominalismo o terminismo, que tuvo sus raíces en William de Ockam, filósofo empirista del siglo XIV, pero que se propagó, por influencia de Locke y Leibniz, a partir de la primera mitad del siglo XVIII. Según el nominalismo, la realidad es una realidad de individuos, no existiendo ninguna entidad entre los términos y los individuos de la realidad a los que estos se refieren. En su aplicación a las especies, el nominalismo sostiene, como lo expresó claramente Robinet en 1768, que sólo existen los individuos, y que las especies de los naturalistas son una mera ilusión. Las discontinuidades entre las especies, no representan atributos propios de entidades reales, sino que son establecidas por el hombre. Lo que comparten todos los miembros de una especie no son similitudes que devienen de poseer una esencia común; esos miembros de las especies sólo comparten su nombren, que sólo denota a un agrupamiento artificial de individuos. En definitiva, las especies no existen, sólo existen los individuos que las componen, a los cuales agrupamos arbitrariamente bajo un nombre determinado. Esta concepción fue compartida por autores tan diversos como Buffon y Lamarck (aunque con inconsecuencias, ver Mayr 1982: 264) y Lacépède (desde mediados del siglo XVIII hasta comienzos del siglo XIX), Schleiden y Nageli (en el siglo XIX), y perduró hasta el siglo XX, en autores como Bessey. Como veremos, Darwin también participó de la misma concepción.

La otra contrapartida de la concepción del realismo idealista fue menos explícita en su formulación filosófica, y merece denominarse el realismo "natural" (Reig 1982: 481). Su expresión es diversa y contradictoria, y se manifiesta tanto en los primeros atisbos de definir a las especies como comunidades reproductivas independientemente de si presentan o no discontinuidades morfológicas, que pueden rastrearse en el propio Buffon, como en la reacción de naturalistas como John Ray y Karl Linné, que afianzaron la idea del carácter discreto y de la posesión de atributos objetivos de las especies que permitían su delimitación. Linné, que no fue precisamente un pensador preocupado por el trasfondo filosófico de sus ideas, contribuyó, como pocos otros predecesores de Darwin, según lo señaló Mayr, a posibilitar el surgimiento del pensamiento evolutivo, al definir a las especies como entidades reales naturales, en contra de los realistas idealistas y de los nominalistas. Es obvio que se contradecía con ello su creencia en el fijismo y la creación, pero también es obvio que al reconocer que esas especies fijas y discretas discernibles en la realidad, eran clasificables en un sistema jerárquico que reconocía la existencia de diferentes niveles de similitud morfológica, Linné no sólo estaba dando un golpe contundente a la idea de la transmutabilidad y carácter efímero de las especies —que se expresaba en la concepción esencialista—, sino que también había descubierto una característica de la diversidad orgánica, su clasificabilidad en un sistema jerárquico de distintos niveles de afinidad, que exigía una explicación. En el ámbito de la nueva concepción de la naturaleza iniciada por pensadores renacentistas como Francis Bacon y Galileo, esa explicación debía ser natural y acorde con el razonamiento crítico, y no quedaba plenamente satisfecha apelando a una "escala natural" o a un "plan de la creación".

Y aquí surge una de las perplejidades más notables de la historia de las ideas en la biología. El reconocimiento del carácter discreto y discontínuo, y de la clasificabilidad en una jerarquía de afinidades subordinadas de las especies, que es el legado principal de un Linné fijista y creacionista, fue requisito y estímulo para el surgimiento de la explicación evolutiva del origen de la diversidad orgánica, atisbado por Buffón y otros predecesores, afirmado explícitamente por Lamarck, y explicado convincentemente a través de la teoría de la selección natural, por Carlos Darwin. Y curiosamente, tanto Buffón, como Lamarck y Darwin expresaron, con mayor o menor explicitez, una concepción nominalista de la especie, elaborando y expresando ideas precursoras de una teoría del origen de las especies, cuando la existencia misma de éstas quedaba desvanecida en el contexto del pensamiento nominalista.

Pero Darwin, que es quien nos interesa aquí, sufrió sin duda la angustia de esta esquizofrenia conceptual con mayor nitidez. Quizás no esquizofrenia en sentido estricto, pues no hubo un desdoblamiento explícito sino un alocronismo en su concepción de la especie. Mayr (1982) lo señaló muy claramente al parafrasear las ideas expresadas por nuestro autor en su "Libro de Notas sobre la Transmutabilidad de las Especies" (solo editado en 1960-67, pero escrito durante la década de 1830) y lo que escribió alre-

dedor de cinco lustros más tarde en "El Origen de las Especies". El joven Darwin coleccionista y naturalista de antes de su viaje en la corbeta Beagle, participaba sin duda de la concepción no-dimensional, discontinuista y tipológica del estudioso de una fauna local. La notable experiencia de conocer directamente la variabilidad geográfica de las especies en los distintos puntos de recalada en América del Sur del Beagle, y de descubrir la diversidad y la adaptación de las aves y las tortugas en las Galápagos, contribuyó sin duda a modificar esa idea original por un concepto dinámico y evolutivo, en el que las especies se reconocen como entidades naturales que se mantienen separadas por instintos o impulsos que impiden su hibridación, y que pueden merecer ser consideradas distintas aun cuando difieran muy poco en su morfología (ver Mayr 1982: 266).

Esta concepción, muy cercana al concepto moderno biológico de especie, fue drásticamente reemplazada en "El Origen" por una clara definición nominalista. En distintos párrafos de esta obra, abundantemente citados en la literatura pertinente (ver una recopilación de las principales citas en Mayr 1982: 269), Darwin se inclina por considerar a las especies como entidades creadas arbitrariamente, cuya distinción se fundamenta primariamente en la discontinuidad morfológica discernible por la experiencia del taxónomo experto y para la cual ni la fertilidad ni la esterilidad proporcionan criterios fidedignos, "un término aplicado arbitrariamente por pura conveniencia a un conjunto de individuos que se asemejan estrechamente entre sí." (Darwin 1859: 52). El tinte nominalista de esta última aserción no deja lugar a dudas, y recuerda claramente a Lamarck, quien escribió que la naturaleza no conoce ni clases, ni órdenes, ni géneros ni especies, no existiendo nada más que individuos (Lamarck 1806). Y es curioso que ambos pensadores evolucionistas, que de una u otra manera habían desarrollado una explicación de los procesos responsables de la generación de la diversidad de los organismos, cuya manifestación obvia son las distintas especies, y que en su trabajo práctico de taxónomos trataban a las especies como objetos bien definidos de la clasificación, hayan caído en una conclusión tan paradójica, postulando la inexistencia de una de las entidades más importantes de su preocupación científica. La razón de ello puede encontrarse en que tanto Lamarck como Darwin, al tratar de las transformaciones de las especies a lo largo del tiempo, adhirieron a una concepción gradualista, según la cual el paso de una especie a otra no significaba una discontinuidad evolutiva, sino la lenta acumulación cuantitativa de pequeñas diferencias que se iban sumando a lo largo del devenir evolutivo. Parecía una conclusión necesaria que al defender la idea de la descendencia de las especies se debía negar su condición de entidades discretas y discontinuas. Pero el proceso de cambio no tiene necesariamente que ser continuo, y la visión vertical de las especies no presupone necesariamente que en el origen de éstas no operen procesos especiales que generen discontinuidades efectivas. Y por otra parte, se trata de cuál es la naturaleza de estas discontinuidades, de las que las brechas en la continuidad de las morfologías pueden no ser más que una manifestación —y como ahora se sabe, no siempre necesaria— de discontinuidades más profundas y significativas, que Darwin había atisbado en su Libro de Notas, pero que no supo apreciar adecuadamente en el desarrollo ulterior de su pensamiento: la discontinuidad que surge del aislamiento reproductivo. Tendrán que pasar muchos años para que la idea de las especies como entidades discretas caracterizadas por poseer un reservorio génico aislado por barreras reproductivas, se incorpore a la teoría de la evolución. Pero para ello será necesario alcanzar una concepción genética y poblacional de las especies cuya formulación era imposible en la época de Darwin.

AVATARES DE LA IDEA DE ESPECIE Y DE ESPECIACION POSTERIORES A LA APARICION DE "EL ORIGEN DE LAS ESPECIES"

La concepción genético-poblacional de la especie como un sistema biológico discreto e integrado de organismos interfértiles y reproductivamente aislados de otros biosistemas de características similares (Reig 1979b, 1982) y la consiguiente explicación del proceso de su origen como el surgimiento y la consolidación de los mecanismos de aislamiento reproductivo, fue un acontecimiento relativamente tardío en el desarrollo de la teoría evolutiva, que sólo adquiere un *status* definitivo dentro de la misma luego de la constitución de la teoría sintética moderna, en la década de los años cuarenta de nuestro siglo.

Con independencia de los altibajos que experimentó la aceptación de la teoría de la selección natural a través de la colorida controversia de fines del siglo XIX y principios del siglo XX (ver Provine 1971) y que conllevó prácticamente al ocaso del darwinismo durante las dos primeras décadas de este último, el problema del origen de las especies suscitó también agudos debates con posterioridad a la aparición del libro homónimo de Carlos Darwin. Como bien lo señala Mayr (1982: 412-413), la propia insuficiencia y confusión en el tratamiento del proceso de formación de las especies en "El Origen" motivaron incomprensiones y desacuerdos que contribuyeron a retardar el desarrollo de la correspondiente teoría.

Aunque en sus "Notas" y otros ensayos previos a "El Origen" Darwin atribuyó un papel importante al aislamiento en la generación de la multiplicidad de las especies, no fue claramente consecuente con esta idea en su obra fundamental, y aunque nunca abandonó la idea totalmente la fue relegando en importancia, como se puede apreciar cotejando la primera y la séptima edición de "El Origen". Es muy verosímil que en ese cambio de actitud tuvo mucho que ver su polémica que sobre el tema mantuvo con Moritz Wagner (Sulloway 1979).

Si bien la idea del aislamiento geográfico como factor de variación diferencial y de segregación de las especies tuvo predecesores importantes en Buffón, Pallas, von Buch (Mayr 1982: 411), correspondió sin duda al naturalista y explorador alemán Moritz Wagner el haber formulado la primera teoría explícita de la especiación por aislamiento geográfico. Wagner había publicado ya en 1841 sus impresiones sobre la diversificación geográfica de los insectos en Algeria y, ulteriormente reunió muchos otros ejemplos de sus viajes por el Cáucaso, Asia y América del Sur, que le permitieron desarrollar su teoría migratoria de la formación de las especies, en deliberada oposición a la teoría de la selección natural de Darwin (Wagner 1868).

Se puede concluir, como lo hizo Mayr (1982: 412) que en "El Origen" Darwin ofreció a la selección natural y al aislamiento geográfico como mecanismos alternativos de la formación de las especies. Al así hacerlo estaba confundiendo un factor responsable de la divergencia filética de las especies como es la selección natural, de un factor que incide en el establecimiento de barreras entre las especies en la dimensión horizontal. Wagner insistió en que si bien la selección natural puede imprimir modificaciones en las especies, ella no es capaz de lograr su separación y su segregación como entidades distintas. Sólo la separación espacial prolongada en el tiempo es capaz de conducir a la diferenciación específica, ya que las modificaciones impuestas por los distintos ambientes geográficos se perpetúan por la reproducción entre individuos que han experimentado la misma variación. Por otra parte las especies experimentan constantemente el cambio de sus ámbitos geográficos, pues se ven obligadas a emigrar como consecuencia de la sobrepoblación o de la escasez de alimento. Al mismo tiempo, los individuos que han experimentado cierta variación tenderán a emigrar para ubicarse en un hábitat más acorde con sus nuevas adquisiciones. Estos desplazamientos espaciales terminarán por aislar nuevas colonias que, si se mantienen adecuadamente separadas de la especie original por barreras geográficas o por la distancia, terminarán por individualizarse como nuevas especies. La diferenciación de las especies es imposible en ausencia de la segregación geográfica, pues dentro de un mismo ámbito espacial, el entrecruzamiento ilimitado entre todos los individuos de la misma especie sólo puede conducir a la uniformidad, retrotrayendo a la condición original a cualquier tipo de variación que pueda surgir.

Si bien Darwin reconoció en carta a Wagner escrita en 1876 (Ostoya 1951) que había prestado poca atención a la influencia del medio, no dejó por eso de reaccionar contra esa teoría antiseleccionista. Su argumento contenía la afirmación correcta de que el cambio evolutivo y la acción de la selección pueden tener lugar en ausencia de aislamiento, y otra afirmación que ahora puede juzgarse como incorrecta: que el aislamiento no era una condición necesaria para la formación de las especies. Con esto último retrocedía con respecto al papel que atribuyó anteriormente a la segregación geográfica. El tinte lamarckista de la teoría de Wagner, despertó también su rechazo por parte de Augusto Weismann (1872) y de Alfred Wallace (1876), aunque este último autor no se aparta de reconocer el papel de los factores geográficos, como determinantes de nuevas condiciones que modifican la acción de la selección natural.

La teoría de la segregación geográfica de Wagner parecía destinada a desaparecer ante sus fuertes oponentes. Y obviamente ante sus inconsecuencias, pues no había sido capaz de reconocer la distinción entre el aislamiento geográfico y el aislamiento reproductivo y, en su rechazo al seleccionismo, se inclinaba por explicaciones lamarckistas ya rebatidas por Weismann. Sin embargo, la idea del papel especiogénico del aislamiento espacial fue reivindicado y enriquecido, poco tiempo después, por J.T. Romanes y J.T. Gulick (Lesch 1975) y por el propio Wallace (Sulloway 1979). El primero (Romanes 1886), un discípulo entusiasta de Darwin, desarrolló originalmente una teoría del aislamiento o selección fisiológica en la que se puede encontrar un anticipo de los mecanismos de incompatibilidad genética (Littlejohn, 1981). Le correspondió distinguir entre dos distintos fenómenos vinculados con la segregación geográfica: la *apogamia*, o segregación espacial de individuos heterogéneos que quedan imposibilitados de cruzarse con la especie progenitora, y *homogamia*, como separación de un conjunto homogéneo de individuos que han variado de la misma manera y que manifiestan aislamiento fisiológico o comportamental (psíquico). Parecería legítimo percibir en esta distinción una incipiente diferenciación conceptual entre el aislamiento geográfico propiamente dicho, y el aislamiento reproductivo, aunque la idea no está tan claramente expresada en ese

autor. Gulick, un misionero de las islas Sandwich que se dedicó a los estudios malacológicos en gasterópodos terrestres y de agua dulce, particularmente del género *Achatinella*, quedó impresionado por la reiterada observación de que las especies son tanto más diferentes cuanto más alejadas están entre sí sus áreas de distribución, aun cuando sus ambientes no presenten diferencias apreciables. De ello infirió que el aislamiento por sí sólo permitiría la divergencia de las especies, mediante el surgimiento de variaciones selectivamente neutrales (una anticipación de la teoría de la deriva génica) y la imposibilidad de intercambio reproductivo (Gulick 1887, 1891). Romanes, que había desarrollado sus ideas con independencia de los trabajos de Gulick, se asocia a las de este autor en un trabajo posterior (Romanes 1897). Estos autores enaltecen el papel del aislamiento, poniéndolo en la misma categoría que la variación y la herencia, y afirmando que los tres constituyen principios evolutivos aun más generales que la selección natural. Esta última por sí sola sería incapaz de producir la divergencia de los caracteres, pues en aquellas condiciones en que la reproducción no está impedida por ningún obstáculo dentro del área de la distribución de una especie, por más que las condiciones sean muy distintas, ellas no serán capaces de producir la aparición de nuevas formas. Esta afirmación, no tan inexacta para la biología evolutiva contemporánea, también había sido formulada por Wagner: "Aquellos organismos que nunca dejaron su antigua área de distribución, nunca llegarán a cambiar" (Wagner 1889: 82). Contrariamente a lo que pensaba Darwin, la selección natural por sí sola sería incapaz de producir la divergencia de los caracteres. Pero allí dónde existen barreras geográficas, aparecerán nuevos tipos, tanto más distintos entre sí cuanto más larga es la separación, la distancia mayor y las condiciones más diferentes (Delages & Goldschmidt 1909: 296).

Alfred Wallace atribuyó al aislamiento geográfico un papel más importante que el que le adjudicó Darwin (George 1964: 84). Pero a diferencia de sus contemporáneos Gulick y Romanes, se cuidó de contraponerlo como factor alternativo a la selección natural. El aislamiento, por el contrario, permitiría a la selección obrar más rápida y efectivamente, y no actuaría por el hecho de su sola existencia, sino porque siempre se ve acompañado de un cambio en el ambiente físico o biótico (Wallace 1889: 145-150). Por otra parte, este autor reconoció que el aislamiento geográfico no es el único factor de la segregación de las especies, adelantándose a diferenciar al primero del aislamiento reproductivo propiamente dicho. Si bien no utilizó este término, es obvio que lo reconoció por implicación al insistir en que las especies "estarán suficientemente aisladas, en la mayoría de los casos, por haber adoptado hábitos diferentes o por frecuentar diferentes estaciones; mientras que la asociación selectiva... producirá un aislamiento efectivo aun cuando las dos formas ocupen la misma área" (Wallace 1889: 185). Encontramos aquí una referencia explícita, sin duda, a los mecanismos comportamentales y ecológicos de aislamiento reproductivo, y al apareamiento fenotípicamente selectivo ("assortative mating"). Este último factor fue también anticipado por H.M. Vernon (1897) con su hipótesis de la divergencia reproductiva, según la cual en el seno de cada especie, los individuos más semejantes entre sí serán los que tenderán a entrecruzarse con mayor frecuencia. Entre otros naturalistas finiseculares que abrazaron la idea de la especiación geográfica, debe citarse al ornitólogo Seebohm (1888), pero quizás la formulación más lúcida de dicha teoría la encontramos por esos años en el entomólogo alemán Karl Jordan (Mayr 1955), que trabajó principalmente en Inglaterra, y que fue quizás el primer biólogo que expresó con claridad la idea de que la especiación es el producto conjunto de la mutación y del aislamiento (Jordan 1896).

De modo que ya a fines del siglo pasado diversos autores habían contribuído a desarrollar los fundamentos de una teoría de la especiación por segregación que anticipa tanto a la concepción biológica de la especie como a la teoría de la especiación por surgimiento de barreras reproductivas bajo condiciones de aislamiento geográfico. Esta teoría sólo tomará cuerpo hacia fines de la tercera década de nuestro siglo, y apenas si se encontraba contradictoriamente vislumbrada en "El Origen de las Especies".

Pero por más de tres décadas esa teoría incipiente de la especiación geográfica quedó prácticamente estancada. No faltaron durante ese período, sin embargo, sus adeptos. En Estados Unidos, el ictiólogo David S. Jordan fue uno de sus principales propulsores y la defendió con vigor ante la alternativa de los mendelistas mutacionistas, que como De Vries, Bateson y Morgan, se apartaron tanto de la especiación geográfica como de la selección natural. Es interesante destacar que este Jordan (aparte de él y de Karl, hubo un tercero contemporáneo de Darwin y fijista, el botánico francés Alexis Jordan) adelantó la idea, que en cierta forma constituye uno de los temas actualmente en debate, de que la especiación por aislamiento se manifiesta en caracteres no adaptativos, mientras que la selección natural es la responsable del surgimiento de las adaptaciones (Jordan 1905). En Europa el botánico austríaco Richard von Wettstein fue quizás uno de los primeros de su especialidad en utilizar una concepción geográfica de la especie, a través de su conocido "método morfológico geográfico" (Wettstein 1898), que tuvo considerable influencia entre los taxónomos de plantas. En Rusia, las ideas de Wettstein fueron desarrolladas por Komarov, y tuvieron un predecesor en C.I. Korzhinsky (Zavadsky 1968). Pero debe mencionarse especialmente al zoólogo ruso A.P. Semenov-Tian-Shanskii (1910) como uno de los predecesores del desarrollo ulterior de la concepción moderna de la especie y de la especiación. El ornitólogo alemán Stresemann (1919), y especialmente su compatriota Bernard Rensch (1928, 1929) fueron los principales responsables de mantener en su país la vigencia de la teoría de la segregación geográfica, contribuyendo este último a incorporarla al contexto de la teoría evolutiva contemporánea, fenómeno que, como anticipamos, tiene lugar en la segunda mitad de la década de los años treinta.

El estancamiento de la teoría geográfica de la formación de las especies tuvo una causa principal: la ausencia de una teoría genético-poblacional desarrollada que permitiera explicar los mecanismo íntimos de la segregación de las especies en situaciones de aislamiento espacial. Pero otra de sus causas, y que también debe anotarse como un factor de la relativamente tardía incorporación del mendelismo a la teoría evolutiva surgida de la obra de Darwin, es la preeminencia que tuvo durante la primera década de nuestro siglo, la teoría mutacionista de la evolución (Allen 1968, 1969). Esta teoría, desarrollada por biólogos experimentalistas de laboratorio con poca familiaridad con las condiciones naturales de existencia de las especies, dirigió la atención a los factores endógenos que promoverían la diferenciación de los organismos, enalteciendo a la mutación como factor causal fundamental, sino exclusivo, de la aparición de nuevas especies. Esta concepción, originada probablemente en el embriólogo alemán Koelliker, que desarrolló la hipótesis de la "heterogénesis" para denotar la preeminencia evolutiva de las variaciones bruscas y hereditarias, fue retomada a fines del siglo por el botánico ruso S.I. Korzhinskii y coetáneamente, por el zoólogo inglés William Bateson (1894). Pero fue con Hugo de Vries (1901-1903) que adquiere su máxima expresión y su trascendencia (Allen 1969). La teoría de de Vries se fundamenta en desconocer el carácter hereditario y la significación evolutiva de las variaciones contínuas, en atribuir a las variaciones discretas o discontínuas estudiadas por Mendel el carácter de ser las únicas responsables del proceso evolutivo, y en negar todo papel a la selección natural como factor de cambio evolutivo. Las especies surgirían súbitamente de nuevas mutaciones bruscas, siendo producidas por las especies preexistentes "sin ninguna preparación visible y sin ninguna transición" (Vries 1901: 3). Obviamente, esta teoría era incompatible con la especiación geográfica, a la que de Vries se opuso explícitamente (Mayr 1982: 548) y que favorecía una causalidad fundamentalmente exógena al proceso de la formación de las especies. Esta teoría era, por otra parte, fundamentalmente gradualista, en cuanto presuponía la diferenciación lenta y aditiva de las poblaciones segregadas, mientras que la teoría de de Vries es, por antonomasia, una teoría "saltacionista" que patrocina el origen súbito y brusco de las especies.

A pesar de la ardiente oposición de los naturalistas, el mutacionismo tuvo gran auge durante la primera década de nuestro siglo, y siguió siendo una teoría influyente posteriormente, habiendo sido abrazada originalmente por Morgan, y defendida calurosamente por Bateson. Los paleontólogos, reticentes como han venido siendo, con honrosas excepciones, a comprender las causas de la variabilidad y a erradicar las viejas ideas esencialistas y tipológicas, abrazaron al mutacionismo hasta muy avanzada la síntesis moderna y en muchos casos, hasta la actualidad. Baste como ejemplo recordar que Bryan Patterson, un sedicente partidario de la teoría sintética de la evolución, afirmó en 1949 que el origen de la divergencia adaptativa de una de las subfamilias de mamíferos fósiles del orden Taeniodonta habría tenido lugar a partir de "una única mutación ortodoxa que dió origen al desarrollo de las garras" (Patterson 1949: 277). Es bien conocido, además, que la teoría del origen mutacionista de las especies se replanteó en 1940, por obra de Goldschmidt, en una nueva versión cuya reivindicación actual por investigadores de distinta procedencia (Bush, 1982; Dover et.al., 1981; Gould, 1981, 1983; Rachootin y Thomson, 1981) no puede menos que considerarse muy significativa, como veremos más adelante. Pero en cualquier forma, es lícito afirmar que la formulación de la teoría de la especiación en el contexto de la síntesis moderna, eludió explícitamente toda concomitancia con la teoría mutacionista, para reconocer sus raíces en la teoría de la segregación geográfica de autores como Wagner, Gulick, Wallace y Romanes (Mayr 1963, 1982).

LA CONCRECION DE LA TEORIA DE LA ESPECIACION CON EL ADVENIMIENTO DE LA TEORIA SINTETICA MODERNA DE LA EVOLUCION

Como hemos dicho, la teoría de la especiación geográfica no podía desarrollarse en ausencia de una explicación adecuada de los mecanismos que modificaban a las especies en condiciones de aislamiento espacial. Esa explicación presuponía una teoría de la variación hereditaria, el mendelismo, que por circunstancias singulares contribuyó luego de su redescubrimiento a fortalecer una concepción endógena de la especiación contraria a la especiación geográfica. Fue sólo cuando el mendelismo se compatibilizó con la teoría de la selección natural a través de los desarrollos conceptuales de los genetistas de poblaciones (Cherverikov, Haldane, Wright, Fisher), que fue posible elaborar una conjunción satisfactoria entre el darwinismo y la teoría de la segregación geográfica, entre la teoría del aislamiento y la teoría de la selección natural. Por otra parte, la concepción poblacional de los fenómenos evolutivos, contribuyó a plantear sobre bases más firmes el problema de la naturaleza de las especies. Estas no serán ya sólo nombres sin referentes en la realidad, como pretendían los nominalistas, ni entidades reales reconocibles por discontinuidades de raíces desconocidas o resultantes del plan del Supremo Hacedor. La aproximación poblacional, y el reconocimiento de que las especies no son meras sumas de individuos, sino reservorios de genes que se manifiestan de generación en generación en distintos genotipos correspondientes a dichos individuos, y que como entidades supraorganísmicas mantienen su continuidad hereditaria dentro de discontinuidades genéticas discretas, contribuyó a precisar el actual concepto sistémico de la especie como entidad de la realidad, anticipado sin duda por Vavilov (1931) y desarrollado ulteriormente por Komarov (1940) y por varios otros autores (véase Mamsin 1966, Reig 1979b, Zavadsky 1968).

Las especies son, dentro de esta concepción, "cosas" concretas de la realidad: sistemas supraorganísmicos cuya individualidad radica en la posesión de un "genofondo" o "reservorio génico" ("gene pool") cohesionado y discontinuo, cuya distinción esta determinada por la existencia de barreras reproductivas que garantizan la interesterilidad entre los distintos sistemas específicos. Por lo tanto, *la especiación debe concebirse como el proceso del advenimiento del aislamiento reproductivo*.

Esta concepción de la especie se conoce como el concepto biológico de especie. Como hemos visto, este concepto puede rastrearse en múltiples anticipaciones, que nos pueden retrotraer hasta el propio Buffon. Mayr (1982) indica que la primera formulación clara del concepto debe atribuirse a los entomólogos K. Jordan y Poulton, y que los ornitólogos Stresemann y Rensch lo aplicaron consistentemente ya en la década de los años veinte y treinta. Pero corresponde sin duda a Dobzhansky el mérito de haberlo introducido fehacientemente en la nueva versión de la teoría evolutiva conocida como la síntesis moderna, al integrar la experiencia de los naturalistas (que él mismo tan bien representó) sobre la variabilidad geográfica y el aislamiento, con los principios de la recientemente fundada genética de poblaciones, como se expresa claramente en la primera edición de su influyente obra "La genética y el origen de las especies" (Dobzhansky 1937).

El punto de partida fundamental de esta concepción es la consideración de las especies como entidades poblacionales. El otro atributo fundamental es el aislamiento reproductivo, que determina su condición-de-ser-entidades-distintas con prelación al grado de sus diferencias. El aislamiento reproductivo puede garantizar la distinción de las especies aun cuando esta distinción no se manifieste en discontinuidades morfológicas. Dobzhansy fue el que introdujo el término de "mecanismos de aislamiento reproductivo", que, como hemos visto, ya tenía precedentes en Romanes Wallace y otros (entre ellos Du Rietz 1930), aplicándolo a todo tipo de agente que impide la entrecruza entre grupos de individuos. Dentro de esa definición englobó, por cierto, al aislamiento espacial y a los factores intrínsecos que aislan a las especies aún en simpatría. Correspondió a Mayr (1942) restringir el término para este segundo tipo de factores, considerándolos propiedades biológicas de las especies, y distinguiéndolos explícitamente de las barreras geográficas que constituyen factores extrínsecos a las mismas.

Como hemos anticipado, dentro de esta concepción, la especiación es un proceso que radica en el origen y el afianzamiento de mecanismos de aislamiento reproductivo que, a partir de una población original, determinan la discontinuidad genética y la interesterilidad entre dos poblaciones derivadas que, por definición, corresponden ya a distintas especies. Pero, ¿cómo se originan y afianzan esos mecanismos? Dobzhansky fue explícito en afirmar que esos mecanismos se originan en el proceso de la divergencia evolutiva que experimentan poblaciones de una misma especie que se encuentran aisladas por barreras geográficas. El aislamiento geográfico promueve la raciación, y estas razas geográficas o subespecies constituyen una etapa en la diferenciación de las especies, la que se completa cuando la divergencia genética que experimentan las razas conlleva al surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo. Mayr (1942, 1963) desarrolló esta teoría en extensión y profundidad y, a partir de él se la conoce como *teoría de la especiación geográfica o alopátrida*. El tema es bien conocido y está excelentemente desarrollado en muchos textos accesibles para que nos detengamos en pormenorizarlo en mayor detalle aquí. (ver particularmente: Bush 1975, Ayala & Valentine 1979, Solbrig & Solbrig 1979). Hay que señalar, sin embargo, que esta teoría alopátrida fue formulada por Mayr (op. cit.) como excluyente de toda otra forma de alcanzar el aislamiento reproductivo, con excepción de la especiación instantánea por poliploidía cuya existencia reconoce particularmente para el mundo vegetal. Al así hacerlo, Mayr trató de refutar con vigor, otras alternativas sobre los mecanismos de especiación, particularmente la especiación simpátrida, que habían sido formuladas con anterioridad de manera más o menos sistemáticas (Bonnier 1927, Thoday & Boam 1959, etc.).

En un artículo relativamente reciente, pero ya muy envejecido por el notable avance que experimentó en estos últimos años la teoría de la especiación, insistí (Reig 1981a) en el hecho de que es carácter unilateral y exclusivista del modelo de la especiación alopátrida estaba siendo rápidamente sustituido por una teoría pluralista de los procesos de la formación de las especies. Esta proliferación de modelos alternativos de especiación, constituyen, en síntesis, una respuesta plural a la pregunta ya formulada de cómo se originan y afianzan los mecanismos de aislamiento reproductivo. El aislamiento geográfico clásico, consistente en barreras físicas que impiden el flujo génico, se complementa por otros mecanismos que conllevan igualmente al establecimiento de incompatibilidades reproductivas, permitiendo entonces reconocer diversos modelos de formación de las especies.

LA FORMULACION DE DIVERSOS MODELOS DE ESPECIACION

Desde la segunda mitad de la década de 1960, en la que Maynard Smith (1966) demuestra la posibilidad teórica de la especiación simpátrida, y en la que White (1968) formula su teoría de la especiación cromosómica estasipátrida, ha habido una verdadera eclosión de teorías especiogénicas. Este proceso no constituye más que una revitalización de una tendencia previa que se había manifestado tímidamente entre los disidentes del modelo alopátrida exclusivista, y que fue ganando fuerza ante la creciente documentación de casos de especiación que no se avenían a dicho modelo y que exigían explicaciones alternativas. En mi trabajo citado de 1981 realicé una breve enumeración de los principales modelos propuestos hasta 1980. White (1978a), Grant (1977) y Wright (1978) ofrecen también panoramas amplios de la diversidad de los posibles modelos de especiación. Limitándome a la especiación primaria, es decir, al fenómeno de la formación de una nueva especie por desgajamiento de la integridad genética de una especie ancestral (Grant 1971) (y excluyendo entonces a la especiación por hibridación entre otras dos especies de reproducción sexual o asexual, y a la especiación filética, ver Grant 1971, Reig 1981a), pude reconocerse siete tipos distintos de procesos responsables del surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo por desglosamiento de una única especie ancestral. En el Cuadro I sintetizo esos siete modos de especiación, conforme con la nueva versión presentada por una de mis alumnas (Basáñez 1981). Las referencias bibliográficas que allí se dan permitirán al lector ampliar en el tema, permitiéndome omitir un tratamiento ulterior que sería necesariamente repetitivo de lo dicho en mi trabajo citado.

Cabe aclarar que los distintos modelos de especiación propuestos por los diversos autores y que sintetizamos en el Cuadro I, se han basado, en lo fundamental, sobre las condiciones espaciales en las que tiene lugar el proceso de la formación de las especies. Las correspondientes explicaciones son por lo tanto fenoménicas, antes que mecanisticas o representacionales (Bunge 1977), ya que atienden más a la descripción del contexto geográfico en que habría tenido lugar el surgimiento de barreras de aislamiento reproductivo que a los mecanismos íntimos de dicho proceso. En rigor, el tratamiento de los fundamentos genéticos y biológico-poblacionales inherentes a la especiación sólo mereció formulaciones vagas y poco convincentes, como para que resulte comprensible la "boutade" de Richard Lewontin cuando afirmó que la teoría de la genética de poblaciones en nada había contribuido directamente al problema del origen de las especies (Lewontin 1974: 159).

Una propuesta oportuna para avanzar en una alternativa mecanística de la explicación de los procesos de la especiación fue formulada por Templeton (1980a 1980b). Este autor señalo que las diversas modalidades de la especiación deben caracterizarse teniendo en cuenta primordialmente las distintas fuerzas y mecanismos genéticos que subyacen al surgimiento de las barreras reproductivas, mientras que los factores geográficos deben ser considerados más como las condiciones externas que determinan la mayor o menor probabilidad de unos u otros mecanismos genéticos que como factores desencadenantes *per se* del aislamiento reproductivo. Alejándose así de las condiciones geográficas como

Cuadro I: Distintos Modelos de Especiación Primaria (Según Basañez, 1981; adaptado de Reig, 1981a)

MODO DE ESPECIACION	DEFINICION	CORRESPONDENCIA CON OTROS AUTORES
E. Alopátrida propiamente dicha. (1)	Poblaciones aisladas por una barrera geográfica van alcanzando gradualmente diferencias genéticas (subespecies), que determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompleto (semiespecies), los cuales se refuerzan y completan en una etapa ulterior de simpatria o contacto secundario (Efecto Wallace), por menor adecuación de los híbridos. El aislamiento reproductivo es así una consecuencia de la gradual pero profunda divergencia genética de las poblaciones separadas y sometidas a presiones selectivas diferentes. ("revolución genética" de Mayr).	E. Alopátrida o geográfica de Mayr (1942, 1963, 1970) la de Bush (1975). Divergencia adaptativa de Templeton (1980).
E. por Efecto fundador o por aislamiento de colonia periférica. (2)	Un pequeño número de individuos de una población mendeliana invade un nuevo territorio o queda aislad por retracción areal, constituyendo una colonia fundadora que lleva sólo una parte de la variación genética original. Esta, por acción de la endocruza sufre una rápida transformación divergente y la población con el nuevo reservorio génico se expande posteriormente.	E. por Efecto fundador de Mayr (1954), Carson (1968, 1971). Ib de Bush (1975). Transiliencia genética de Templeton (1980).
E. Parapátrida por diferenciación en un clino. (3)	La diferenciación local en un clino o gradiente ambiental, restringe el flujo génico y conduce a fragmentación en semiespecies, que se expanden y perfeccionan el aislamiento por Efecto Wallace.	E. Parapátrida de Murray (1971), Endler (1977). Tipo II de Bush (1975). Divergencia clinal de Templeton (1980).
E. por extinción de poblaciones intermedias en un Rassenkreis. (4)	El flujo génico en una cadena de razas diferenciadas por transformación divergente se interrumpe por extinción de razas intermedias, quedando las poblaciones extremas aisladas reproductivamente entre sí por la acumulación de diferencias genéticas.	En White (1978), Reig (1980a).
E. Estasipátrida por cambios cromosómicos. (5)	En alguna parte del área original se producen uno o más cambios estructurales en los cromosomas, que se establecen en el estado homocigoto por heterosis negativa. El nuevo citotipo se expande formando zonas de contacto primario con el ancestral, donde la semiesterilidad híbrida favorece el desarrollo de mecanismos precigóticos. Obsérvese que las barreras de aislamiento no son una consecuencia de diferenciación gradual sino de incompatibilidad cromosónica, dicha diferenciación se espera después de que el aislamiento reproductivo se ha completado.	E. Estasipátrida de White (1968); Saltacional de Lewis (1962, 1966). Incluída en parapátrida de Bush (1975). Transiliencia cromosomica de Templeton (1980).
E. Simpátrida. (6)	En una población polimórfica, la selección de hábitat y de pareja, conducen a la fijación de mutaciones o recombinaciones génicas que determinan aislamiento reproductivo pre-cigótico entre dos o más morfos, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica.	E. Simpátrida de Maynard-Smith (1966). E. competitiva de Rosenzweig (1978) y Pimm (1979). Tipo III de Bush (1975). Divergencia de hábitat de Templeton (1980).
E. Cuántica. (7)	Engloba una amplia gama de fenómenos que tienen en común el partir de unos pocos individuos fundadores, requerir gran reducción del tamaño poblacional, incluir factores estocásticos, y conducir a especiación muy rápidamente.	Grant (1971). Incluiría tipos 2 y 5, pero también 3 y 6 en algunos casos.

principal determinante de los procesos de especiación, Templeton propone una nueva taxonomía de los modos de especiación que supera ampliamente la tradición de la aproximación geográfico-segregacionista, la unilateralidad del esquema de la especiación alopátrida y la exclusividad de la selección natural como factor de la formación de las especies.

Templeton distingue dos modalidades principales de formación de las especies: la especiación por *transiliencia* y la especiación por *divergencia*.

En la *especiación por transiliencia*, las barreras de aislamiento surgirían rápidamente como consecuencia de una discontinuidad genética caracterizada por la extrema inestabilidad de los estadios intermedios. Retomando el modelo de Sewall Wright de los "equilibrios cambiantes" ("shifting balance") explica que las especies se encuentran en "picos" adaptativos que sólo pueden ser alcanzados atravesando "valles" menos adaptativos. La conquista de un nuevo pico adaptativo por una nueva especie presupone atravesar los valles inadaptativos, proceso en el cual se obtiene un nuevo ordenamiento genético, propio de la nueva especie, que surge mediante la acción combinada de la deriva génica, el flujo génico y la selección natural. La transiliencia puede ser de dos tipos: *transiliencia genética* y *transiliencia cromosómica*.

La transiliencia genética se define como un rápido cambio en un complejo poligénico multilócico fuertemente epistático en el que unos pocos genes mayores determinan picos adaptativos múltiples que no pueden ser atravesados solamente por la selección, y que influyen en la adecuación darwiniana ("fitness") en respuesta a una perturbación súbita en el ambiente genético. Este cambio genético puede conllevar al surgimiento de mecanismos de aislamiento pre- y postcigóticos y a causar diferencias fenotípicas en la morfología, el desarrollo, la fisiología o las estrategias bionómicas.

La *transiliencia cromosónica* se define como la fijación de reordenamientos cromosómicos que causan una fuerte reducción en el "fitness" al estado heterocigótico ("heterosis negativa"). Dicha fijación debe ocurrir muy rápidamente, y sólo puede tener lugar cuando los efectos de la endocruza y de la deriva génica pueden neutralizar los efectos de la selección natural, lo que exige condiciones de estructura démica muy particulares. Esto último llevó a Templeton en un trabajo ulterior (Templeton 1981) a considerar que este tipo de especiación es sumamente improbable, deducción puramente teórica que parece en contradicción con la cantidad de casos conocidos que prácticamente exigen apelar a los cambios cromosómicos como factor directo de la especiación (ver a este respecto White 1978, Key 1981, Reig 1981b, Reig *et al.* 1980, y más adelante, parágrafo 6.1).

En cuanto a la *especiación por divergencia*, Templeton la define como aquélla que tiene lugar cuando los mecanismos de aislamiento reproductivo surgen a través de un proceso de evolución contínua (gradual) bajo la acción principal de algún tipo de selección natural como principal fuerza motriz. Dentro de esta categoría, Templeton reconoce tres modalidades: *divergencia adaptativa*, *divergencia clinal*, y *divergencia en el hábitat*.

La *especiación por divergencia adaptativa* es aquella que tiene lugar cuando una población original se ve dividida por alguna barrera extrínseca. En esas condiciones, los procesos microevolutivos comunes conllevan a la divergencia adaptativa entre las subpoblaciones aisladas, aun en el caso de que habiten en ambientes idénticos. Los mecanismos de aislamiento reproductivo surgen como una manifestación pleiotrópica de la gradual divergencia adaptativa conducida por la selección natural. La velocidad de este proceso, que coincide básicamente con el modelo de la especiación alopátrida, puede ser muy variable y, dado que las barreras extrínsecas pueden ser de corta duración, el éxito de la especiación dependerá de la rapidez del proceso. Si los ambientes son cambiantes y las subpoblaciones están sometidas a presiones selectivas divergentes, la velocidad se aumentará, y ésta se verá también modificada por distintas estructuras poblacionales originales.

La *especiación por divergencia clinal* es aquella que tiene lugar cuando una población contínua pero geográficamente separada en distintas razas, se diferencia en dos o más subpoblaciones reproductivamente aisladas por la acción de la selección clina y el aislamiento a distancia. Este tipo de especiación puede homologarse con la especiación parapátrida propiciada por Murray (1971) y desarrollada por Endler (1977) y que últimamente ha tenido elocuentes confirmaciones genético-poblacionales (Lande 1982, Slatkin 1982).

Finalmente, la *especiación por divergencia en el hábitat* es aquélla que tiene lugar cuando distintas partes de una única población reproductiva original se van tornando cada vez más adaptadas a los distintos compartimentos de un ambiente heterogéneo en ausencia de aislamiento por distancia previo, y bajo los efectos de una fuerte presión de selección disruptiva que determina el surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo como consecuencia final de una situación polimórfica. Este tipo de especiación corresponde básicamente al fenómeno conocido como *especiación simpátrida*.

Es importante destacar que a pesar de importantes analogías que existen entre la taxonomía de Templeton y la de fundamento geográfico, los modos de especiación propuestos por este autor sólo coinciden parcialmente con los distinguidos en la clasificación espacial, pues adquieren primacía en las primeras consideraciones de arquitectura poblacional y de arquitectura genética que pueden correlacionarse con distintas situaciones espaciales. Así por ejemplo, la divergencia adaptativa no presupone una correspondencia completa con la especiación alopátrida tal como la concibió Mayr. Este autor postuló que como consecuencia del aislamiento geográfi-

co, la divergencia operada conllevaría a una "revolución genética" que afectaría a la mayor parte de los loci de un sistema genético cohesionado dentro del cual los efectos marginales de uno o unos pocos loci no tendrían mayor importancia. Esta predicción parecería verse confirmada con los resultados obtenidos por Ayala y sus colaboradores luego de la estimación por electroforesis de diferencias génicas en los loci enzimáticos que se correlacionan con distintos estadios de la especiación alopátrida (Avise 1976, Ayala 1975, Reig 1981a). Sin embargo, Templeton demostró que la cantidad de diferenciación genética correlacionada con la divergencia adaptativa no es constante, dependiendo fundamentalmente de la estructura original de las poblaciones. De la misma manera, podría postularse una similitud en la especiación por transiliencia genética y la especiación por efecto fundador, recientemente rebautizada por Mayr (1983) como especiación peripátrida. Mayr postula para este tipo de especiación una drástica reorganización genética que sea capaz de debilitar la cohesión del genotipo original (*op. cit.*: 136). Según Templeton, la transiliencia genética no trastoca la totalidad del genoma, sino que está confinada a un sistema poligénico que afecta fuertemente al "fitness" y que se caracteriza por poseer unos pocos genes mayores con fuertes relaciones epistáticas con otros genes menores. Y citando a Carson (1975), indica que el genoma puede ser dividido en un sistema abierto y en un sistema cerrado. El primero estaría constituído por los genes estructurales que se detectan en los loci enzimáticos, mientras que el segundo comprendería a genes que regulan procesos fundamentales en el desarrollo, la fisiología y los parámetros biodemográficos. La transiliencia cromosómica afectaría fundamentalmente al sistema cerrado, y el número de loci involucrados puede variar desde el orden de magnitud de 10 (sólo tres en *Chrysopa*, ver Tauber y Tauber, 1977) hasta el orden de 1000. Templeton insiste también en que si bien el cambio en el ambiente genético involucrado en la trasiliencia puede ser causado por el efecto fundador, la variedad de situaciones biológicas en las cuales puede tener lugar la especiación por transiliencia excede la situación estrictamente alopátrida (o peripátrida) que requiere dicho efecto, pudiendo operar adecuadamente en condiciones de simpatría.

En un trabajo ulterior, Templeton (1981) reconoce otros dos modos de especiación transiliente, la *especiación por mantenimiento de híbridos* y la *especiación por recombinación híbrida*.

La *especiación por mantenimiento de híbridos* corresponde al surgimiento de aislamiento reproductivo en una población híbrida surgida de la cruza entre dos especies parentales incompatibles, por selección a favor del mantenimiento del híbrido interespecífico. Tal tipo de especiación es esencialmente simpátrida y corresponde fundamentalmente a la especiación por alopoliploidía, pero incluye también la especiación por partenogénesis triploide y la hibridogénesis, como los fenómenos estudiados en *Poecilopsis* (Schultz 1969), en *Rana esculenta* (White 1978: 333) y en *Poecilia formosa* (Turner *et al.* 1980).

La *especiación por recombinación híbrida*, es un modo de especiación por hibridación de especies parentales incompatibles a través de la estabilización de tipos recombinantes raros por endocruza y surgimiento de incompatibilidades génicas o cromosónicas con las especies originales. El fenómeno implica el aumento de la tasa de mutación y rotura de los cromosomas, y se ha observado entre poblaciones locales de una misma especie. Kindwell *et al.* (1977) detectaron este fenómeno en ciertas cepas de *Drosophila* y lo denominaron *disgénesis híbrida* (ver revisión en Bregliano *et al.* 1980). Volveremos al mismo fenómeno más adelante.

RENOVACION CONCEPTUAL Y DESACUERDO

La teoría de la especiación ha tenido un desarrollo tan explosivo en los últimos cinco años, y particularmente en los dos más recientes, que puede decirse que estamos en presencia de una verdadera revolución teórica de consecuencias transformadoras para el conjunto de la teoría de la evolución, hasta el punto que algunos autores llegan a decir que estamos viviendo los albores de una nueva formulación de dicha teoría (Gould 1980, 1983; Campbell 1982; Rachootin y Thomson 1981). Este proceso ha determinado la transformación de muchas ideas profundamente arraigadas en la nueva síntesis evolutiva, ha promovido el surgimiento de nuevos enfoques, y ha planteado también problemas controversiales que son objeto de activa polémica. Me referiré a continuación a dos importantes transformaciones conceptuales.

La aceptación de factores endógenos en los sistemas evolutivos

Quizás la renovación conceptual más significativa consiste en el reconocimiento tácito y explícito del papel activo de los genomas y de los individuos componentes de las especies en el proceso de su propia evolución. El darwinismo y el neo-darwinismo clásico y la teoría de la especiación por segregación geográfica se basaban sobre una concepción fundamentalmente exógena del proceso de cambio evolutivo. Las especies son concebidas como sistemas genéticos integrados que no cambian de por sí, sino como consecuencia de factores externos que se conjugan para crear las fuerzas de la selección natural, para restringir o anular el flujo génico o para determinar la acción de procesos estocásticos de cambio genético. Se reconoce así tácitamente la existencia de un reservorio génico nétamente separado del ambiente y pasivo de por sí, que es activado evolutivamente por los factores ambientales que son los que causan y dirigen la evolución. Esta concepción es compatible, en primera instancia, con la especiación concebida como un proceso alopátrida regido por presiones selectivas diferenciales. Pero los distintos modelos de especiación por divergencia de hábitat le son incompatibles. En ellos distintos genotipos seleccionan activamente los diferentes hábitats en los cuales terminarán por aislarse reproductivamente. Los distintos individuos de una población seleccionan también sus parejas preferenciales, como lo describe convincentemente Spiess (1982) al analizar el comportamiento discriminatorio de las hembras de muchas especies animales en la elección de los machos para el apareamiento (ver también Kirpatrick 1982b.), proceso que las torna en agentes selectivos activos de los genotipos y los caracteres expresados en aquellos. Por otra parte, el papel pasivo o el carácter meramente al azar de los cambios genómicos está siendo crecientemente suplantado, a la luz de los desarrollos más recientes de las técnicas macromoleculares, por la cada vez más firme convicción de que los genes también desempeñan un papel activo en su propia evolución, con transposones que modulan la frecuencia de mutación, exones cambiantes, genes "profanos" que detectan al ambiente y cambian consecuentemente su estructura, familias multigénicas de ADN medianamente repetitivo que se protegen de la selección, etc. (Hunkapiller *et al.* 1982, Campbell 1982). Esto quiere decir que las especies están dotadas de factores internos de distinto nivel organizativo que las dotan de la capacidad de actuar como fuerzas evolutivas alternativas a la acción exclusiva del medio externo. Como insiste Campbell (1982), sería ingenuo y trivial suponer que este cambio conceptual nos retrotrae al vitalismo, pues disponemos de teorías macromoleculares y biológico-poblacionales capaces de explicar las variaciones en el comportamiento de los sistemas biológicos que surgen de interacciones inherentes a su propia estructura. Pero es obvio que la creciente información experimental sobre el comportamiento evolutivamente activo de la organización genómica y poblacional de las especies, constituye un cambio conceptual drástico con respecto a la manera tradicional de concebir el proceso evolutivo en el contexto de la teoría sintética moderna.

La "nueva genética" y los factores macromoleculares en la especiación

Las recientes técnicas del ADN recombinante, que se están aplicando y desarrollando en la actualidad en miles de laboratorios de todo el mundo en pos del vellocino de oro de la ingeniería genética, han permitido realizar avances espectaculares en el conocimiento de las características y de la organización del material genético (Doolittle 1981, Dover y Flavell 1982). La primacía tradicional de una teoría genética y genético-poblacional basada sobre el comportamiento de genes estructurales relativamente independientes y afectados por procesos de mutación estrictamente fortuitos, está siendo suplantada por la presión de numerosos resultados experimentales que se están integrando al acervo de la ya llamada "nueva genética". Este nuevo enfoque de las complejidades de los componentes y de la organización del genoma, reconoce la estructura compleja de los genes cromosómicos, en los que el análisis heteroduplex ha permitido descubrir la alternancia de secuencias de nucleótidos codificadores (exones) con secuencias no codificantes (intrones), siendo que los exones se ayuntan en el ARN mensajero según modalidades cambiantes que proveen una fuente de variabilidad hasta ahora desconocida. (Darnell 1978; Hunkapiller *et al.* 1982). Admite también la existencia de una estructura multinivel del material hereditario, reconociendo la existencia de familias multigénicas que codifican y regulan distintos aspectos del fenotipo de los eucariontes y que parecen actuar con relativa autonomía evolutiva. Ha permitido reconocer la existencia de genes móviles (transposones) que son capaces de intercalarse en las secuencias génicas de los cromosomas modificando su expresión fenotípica, pero que también tienen la capacidad de transmitir información genética de organismo a organismo, e incluso de especie a especie. Acepta también la existencia de genes autodinámicos y automoduladores que codifican enzimas procesadoras de genes y que cambian su estructura en respuesta a distintas condiciones ambientales y, casi en el umbral de un nuevo lamarckismo, ha llegado a vislumbrar incluso la existencia de genes "experimentadores" dotados de la capacidad de transmitir a la línea germinal modificaciones inducidas en el fenotipo somático (Campbell 1982).

La significación de los cambios macromoleculares en la especiación había sido indicada con anterioridad a estas espectaculares innovaciones en la concepción del material hereditario. Britten y Davidson, Allan Wilson y sus colaboradores y varios autores que han tratado el papel de la heterocromatina constitutiva en la evolución cromosómica (ver White 1977) adelantaron di-

versas explicaciones del papel de los factores macromoleculares en la especiación desde hace más de diez años. Pero es a partir de 1979 que se han propuesto diversos modelos de especiación macromolecular, en consonancia con las nuevas adquisiciones de la experimentación genética. La literatura al respecto es copiosa y tiene la audacia de la primera juventud, siendo todavía prematura evaluarla objetivamente. Rose y Doolittle (1983) han proporcionado, afortunadamente, una revisión adecuada que, sin duda, no puede menos que tener la forma de un "progress report".

Estos autores reconocen la existencia de tres mecanismos moleculares de especiación principales propuestos en la literatura reciente: el modelo de especiación por "enfermedad genómica", la especiación por incompatibilidad mecánica de genoma y la especiación por reengarce genómico ("genome resetting").

La *especiación por enfermedad genómica* se refiere a la acción de los transposones. Si una determinada población aislada ha perdido o no ha adquirido elementos transponibles que están expandidos entre otras poblaciones de la misma especie, puede perder algunas propiedades inmunológicas que están asociadas con la presencia de esos elementos. Los apareamientos de individuos de dicha población con los de las otras, conduce a anomalías que se manifiestan en la proliferación de los nuevos elementos transponibles, y que tienen por efecto la esterilidad de los híbridos, y por lo tanto, al establecimiento de un mecanismo de aislamiento reproductivo postcigótico. El fenómeno de la disgénesis híbrida al que ya nos hemos referido, estaría determinado por este tipo de anomalía molecular (Rubin *et al.* 1982, Bingham *et al.* 1982).

La *especiación por incompatibilidad mecánica del genoma,* consiste básicamente en el advenimiento de alteraciones en la posición, el número o la secuencia de segmentos de ADN repetitivo agrupados o dispersos, que perturban los fenómenos del apareamiento meiótico, y en general el orden y la sincronía de los procesos de la gametogénesis. El origen de este mecanismo radicaría en procesos de amplificación, disminución, o diseminación (o transposición) de unidades secuenciales de ADN altamente repetitivo, que constituyen un fenómeno recurrente y relativamente frecuente, dentro de la nueva concepción de la "fluidez" del genomio (Young 1979) de los organismos eucariontes y que tiene una convincente documentación experimental en grupos tan diversos como los erizos de mar, distintos grupos de insectos, primates y roedores (ver diversas referencias en Dover *et al.* 1981; Rose y Doolittle 1983). El estudio de estos fenómenos ha alcanzado particular precisión mediante la técnica de hibridar ADN previamente tratado con enzimas de restricción (Southern, 1975) y proveniente de especies de parentesco cercano. La ilustración de los principales rearreglos secuenciales involucrados ha sido tratada recientemente con claridad por Dover *et al.* (op. cit.). Estos cambios en la organización genómica afectan principalmente a procesos de la línea germinal que requieren la presencia simultánea en los cromosomas de los mismos patrones secuenciales para que se complete exitosamente la gametogénesis, pero no tienen necesariamente efectos en el fenotipo somático. La movilidad de los patrones secuenciales aludidos tendría como efecto inmediato la esterilidad híbrida entre sectores de una población que han alcanzado por fenómenos recurrentes de amplificación y/o de diseminación o transposición, reorganizaciones secuenciales meióticamente incompatibles. La aparente facilidad y frecuencia con que tienen lugar estos fenómenos explicaría adecuadamente el requisito de rápida fijación de los cambios estructurales que ha preocupado a los críticos de la especiación por transiliencia cromosómica (Dover *et al. op. cit.*: 346). Al mismo tiempo, el hecho de que estos cambios secuenciales no afecten necesariamente a la fenogénesis, explica la frecuencia de los casos en que el aislamiento reproductivo por cambios cromosómicos no se ve acompañado por cambios morfológicos (ver por ejemplo, Reig *et al.* 1980).

La *especiación por reengarce genómico,* se refiere también a los efectos del ADN repetitivo no codificante, pero requiere la parcial funcionalidad de dicho ADN en su estructura secuencial en el sentido de que represente elementos reguladores de la acción génica de cuya posición y secuencia dependan determinados patrones de desarrollo, que conduzcan a la rápida divergencia entre poblaciones que se encuentran temporalmente en situación de aislamiento. Los cambios en la posición y la secuencia de dichos elementos pueden conducir al aislamiento reproductivo precigótico por su influencia en el comportamiento en cuanto al apareamiento, o a la incompatibilidad postcigótica de los híbridos. Estos cambios son "goldschmidtianos" en el sentido de que representan mucho más que la acumulación gradual de mutaciones simples y de que afectan drásticamente al fenotipo por su incidencia en las pautas del desarrollo, y se vinculan con el clásico modelo de Britten y Davidson (1969, 1971; ver su actualización en Davidson y Britten 1979), en tanto que admiten la función de las secuencias repetitivas como módulos reguladores de la acción génica. Su significación es particularmente esclarecedora, ya que ellas permiten comprender que la especiación también involucra una reprogramación coordinada de complejas vías de desarrollo epigenético (Rachootin Thomson) y que su fundamento genético se vincula mucho más con la acción de los genes reguladores que con los cambios tradicionales en los genes estructurales. Es particularmente significativo que estos cambios moleculares pueden tener efectos fenotípicos drásticos de manera súbita mediante el reemplazo de una familia multigénica repetitiva de efectos reguladores por otra, determinando así nuevos programas epigenéticos que conducen a la generación de los caracteres morfológicos o fisiológicos de las nuevas especies (Rose y Doolittle *op. cit.*: 160).

La exhuberancia de nuevas ideas sobre la evolución y la especiación presupone naturalmente conflictos de opiniones. En lo que sigue plantearé algunos de los problemas objeto de debate sin pretender ser exhaustivo.

El carácter adaptativo o no adaptativo de la especiación

La concepción clásica de la especiación alopátrida presupone que el surgimiento de mecanismos de aislamiento reproductivo es un producto pleiotrópico de muchos cambios genéticos que se incorporan gradualmente al reservorio génico de las subpoblaciones aisladas por barreras extrínsecas por la acción de la selección natural y de otros factores, como la deriva génica. Si bien Wallace, como hemos visto, atribuía a la selección el papel de elemento activo en la generación de las barreras reproductivas, la teoría preponderante acata el origen fortuito de la incompatibilidad reproductiva (Dobzhansky *et al.* 1977). Otros modelos de especiación, particularmente la especiación peripátrida y la especiación por transiliencia cromosómica (Mayr 1983, Reig 1981b, Reig *et al.* 1980, White 1978) sostienen también que las barreras de esterilidad híbrida o los mecanismos precigóticos surgen por efecto de la endocruza y la deriva génica en poblaciones con números poblacionales efectivos sumamente bajos (Wright 1943). Estaríamos ante la paradoja para el darwinismo, de que el origen de las especies responde principalmente a factores no-darwinianos, estocásticos antes que deterministas. Templeton (1982a, 1982b), si bien reconoce el origen pleiotrópico —y por lo tanto selectivamente indirecto— del surgimiento de las barreras reproductiva, insiste en que el proceso de especiación es esencialmente adaptativo, porque para que surjan mecanismos de aislamiento reproductivo debe operarse una rápida e intensa acción selectiva que conlleva a la adaptación a un nuevo pico en la topografía wrightiana. Su explicación es aceptable, pero por más que afirma el carácter adaptativo de los procesos que conllevan al establecimiento de barreras reproductivas, no deja de reconocer el carácter indirecto de su surgimiento y la condición típicamente no darwiniana del proceso mismo de la generación de los mecanismos de aislamiento reproductivo. Bush (1982), por su parte, retomando el tema de la especiación simpátrida o por divergencia de hábitat, afirma el carácter adaptativo del surgimiento del aislamiento reproductivo, que sería seleccionado directamente en respuesta a fuertes presiones de selección disruptiva cuando dos poblaciones se especializan en compartimientos alternativos del ambiente bajo los efectos de la selección de hábitat, la competencia y la selección directa en favor de caracteres que determinan la incompatibilidad reproductiva. Este proceso no requeriría la existencia de barreras geográficas y, al diferenciarlo nétamente del carácter no-directamente adaptativo y seleccionista de las alternativas clásicas de la especiación, Bush propone para este tipo de especiación el nombre significativo de *especiación adaptativa.* El problema es, sin duda, producto de un planteo excluyente inadecuado. No se trata de afirmar la existencia de una especiación no adaptativa porque en el surgimiento inicial de los mecanismos de aislamiento reproductivo puedan actuar factores no-darwinianos. Pues cualquiera sea el origen primigenio de estos mecanismos, es obvio que para que los mismos se establezcan y las especies no sean experimentos efímeros de la evolución, las fuerzas selectivas deben reforzar la distinción genética y ecológica de las entidades recién diferenciadas, si es que estas manifiestan continuidad evolutiva.

Evolución contínua de las especies versus equilibrios discontínuos

Uno de los temas de mayor discusión contemporánea en el dominio que nos preocupa se centra alrededor de la teoría de los equilibrios discontínuos ("punctuated equilibria"). Según esta teoría, elaborada originalmente por Eldredge y Gould (1972), las especies permanecerían evolutivamente estacionarias durante largos períodos de su existencia, en una estasis o equilibrio fenotípico sólo interrumpido por procesos especiogénicos rápidos e intensos que tendrían lugar en un lapso muy corto de tiempo geológico. La teoría de los equilibrios discontínuos fue formulada para describir las características del registro fósil, como una alternativa al gradualismo filético que, como hemos visto, pertenece a la más pura tradición darwiniana y que ha sido tradicionalmente aceptado por los paleontólogos. Sus oponentes (ver por ejemplo Gingerich 1976; Kellog 1975) insisten en aportar pruebas a la gradualidad del proceso de la evolución filéti-

ca, pero la teoría ha recibido una acogida crecientemente favorable entre los cultores de la ciencia de los fósiles (Fagerstrom 1978, Petry 1982, Reymant 1982, Rightmire 1981, Schopf 1981, Stanley 1975, Williamson 1981). Pero sus consecuencias van más allá de la descripción de los aconteceres paleobiológicos e implican una concepción completa de la especie y de la especiación y de sus fundamentos genético-poblacionales (Kirpatrick 1982a, Lande 1976).

La idea de una relativa invariancia de las especies en los márgenes de su dominio adaptativo, parece necesaria y consistente dentro de su concepción como entidades discretas y cohesionadas de la naturaleza. La discontinuidad de su reservorio génico restringiría naturalmente los límites del cambio permitido a las especies en tanto que sistemas adaptativos. Pero las especies son un reservorio de variabilidad, y varios dispositivos englobados dentro del concepto de "sistema recombinacional" (Carson 1957; Grant 1958) actuan para restringir o liberar su variación genética en respuesta a las demandas contradictorias entre la adaptación inmediata y la adaptabilidad necesaria (Dobzhansky 1955: 9). Esto nos permite vislumbrar que al hablar de estasis de las especies, no se puede pensar en su total invariancia, y que la idea nada tiene que ver con el fijismo de los no-evolucionistas. Se trata de su invariancia en lo cualitativo, en la restricción del margen de la variación aceptable para el mantenimiento de la adaptación. Así concebida, la relativa constancia de las especies es perfectamente compatible con su concepción evolutiva. Por otra parte, existen muchas fuentes coincidentes de experiencia y de teoría que confluyen en aceptar el carácter súbito de los procesos especiogénicos, incluyendo la propia especiación alopátrica (Templeton 1981, 1982b). De manera que todo parece confluir en el fortalecimiento de la teoría de los equilibrios discontínuos. El propio Mayr (1983) ha terminado por aceptarlo, aunque restringiéndolo a las especies grandes y de distribución areal muy amplia. Quizás, como en tantos casos, la debilidad de la teoría discontinuista resida en atribuirle valor universal, pero el propio Gould (Hallan y Gould 1975) admite que existen casos, como el de *Gryphaea* en los que la evolución puede proceder tanto a través del gradualismo filético como del equilibrio discontínuo (ver también Sylvester-Bradley 1977).

La factibilidad de la especiación cromosómica.

La existencia de una abrumadora casuística que confirma la existencia de una alta correlación positiva entre la diversidad taxonómica intragenérica y la tasa de cambios cromosómicos (Aguilera 1981, Arnason 1972, Bengtsson 1980, Bush *et al.* 1977, White 1978) constituye el fundamento de la idea de que los rearreglos cromosómicos han desempeñado un papel muy importante en el proceso de la especiación. Esta idea cuenta con un creciente número de defensores a partir de la década de los años sesenta pero tuvo, sin duda, varios predecesores (p. ej. Sturtevan 1938; Goldschmidt 1940). La idea se vió reforzada por un cúmulo de datos que demuestran el desequilibrio meiótico que generan los híbridos heterocariotípicos para distintos tipos de cambios estructurales (ver revisión en Lande 1979). Ese desequilibrio constituye el fundamento del surgimiento de un tipo especial de mecanismo postcigótico de aislamiento reproductivo que Stebbins (1966) llamó "esterilidad híbrida segregacional". La aparición del libro de White (1977) y una cantidad de trabajos ulteriores (Kaina y Rieger 1979, las referencias en Reig 1981a, en Key 1981 y en distintas contribuciones en Atchley y Woodruff 1981) aportaron un refuerzo considerable a la teoría de la especiación cromosómica que, como hemos visto, ha sido rebautizada por Templeton como la modalidad de especiación por transiliencia cromosómica. La manera de operar de esta forma de especiación había sido tratada corrientemente con poca explicitación de los mecanismos que permitirían la fijación al estado homocigótico de nuevos rearreglos cromosómicos de efectos híbridos semiesterilizantes o totalmente esterilizantes. Pero en los últimos años fueron elaborados una serie de modelos teóricos genético-poblacionales y ecológico-poblacionales tendientes a explicar los mecanismos y los requerimientos que pueden conllevar a esa fijación y al subsiguiente afianzamiento y expansión de cambios estructurales de efectos aislantes (Arnason 1972, Bengtsson y Bodmer 1976, Hedrick 1981, Key 1981, Lande 1979, Templeton 1980a, 1980b, Walsh 1982, White 1978b). El cuadro resultante de esos trabajos es que la especiación cromosómica tiene restricciones genético-poblacionales y ecológicas tan variadas e insalvables, que sólo puede considerarse como un fenómeno muy raro, si acaso fuese posible (Futuyma y Mayer 1980, Templeton 1981, Zouros 1982). La fijación y el afianzamiento de rearreglos estructurales conducentes a la divergencia de las especies sólo podría tener lugar en demos de tamaño efectivo extremadamente pequeño, ausencia completa de flujo génico, un alto coeficiente de endocruza y una estructura social muy bien definida. Además, los híbridos heterocariotípicos que surgirían previamente al afianzamiento homocigótico de los correspondientes cambios estructurales deberían tener un fuerte carácter heterótico negativo.

Algunos estudios recientes demostrarían la dificultad de realizar estas condiciones. La estructura social y el aislamiento de las colonias reproductivas no sería incompatible con el flujo génico (Baker 1981a, 1981b; Daly 1981), y la endocruza podría verse contrarrestada en los demos muy pequeños por estrategias reproductivas de distinto tipo (Daly 1982, Schwartz y Armitage 1980). Por otra parte, Templeton (1981) ha argumentado elocuentemente las dificultades de aceptar a la heterosis negativa inducida por los cambios cromosómicos como una primera etapa convincente de la especiación. Deberíamos entonces descartar la posibilidad de encontrarnos con demos altamente endocruzados, bloqueados totalmente para el flujo génico, y la inadecuación darwiniana de los heterocariotipos que en ellos se produzcan, si queremos que el modelo aceptable de especiación cromosómica sea realista. En vista de las conclusiones deductivas tan rigurosas de los modelos existentes en contra del flujo génico y a favor de la endocruza y de la heterosis negativa, parecería que habría finalmente que aceptar que los cambios cromosómicos no son de por sí un factor desencadenante frecuente de la especiación, desechando toda probabilidad significativa para la transiliencia cromosómica y admitiendo, en todo caso, que el aislamiento cromosómico puede sólo ser considerado como el producto secundario de la especiación por divergencia adaptativa o por divergencia de hábitat (Templeton 1981). Pero la cantidad y diversidad sistemática de los casos conocidos que sugieren elocuentemente un papel desencadenante de los cambios cromosómicos en la especiación, parecería más bien indicar que estamos en presencia de una teoría deficiente para explicar correlaciones observacionales que resulta forzado despojar de toda implicación causal directa.

Esta contradicción se vería parcialmente resuelta si concebimos un modelo de estructura poblacional constituído por múltiples pequeños demos periféricos que se encuentren en un estado dinámico de extinción local y recolonización en dependencia de las fluctuaciones ambientales (Wright 1941). Este modelo implica la acción del "efecto fundador" que permitiría la fijación de mutaciones cromosómicas por deriva genética sin exigir necesariamente la endocruza. Pero seguiría siempre siendo un requisito la ausencia de flujo génico, ya que la migración de sólo unos pocos individuos por generación reduciría significativamente la probabilidad de la fijación local de los rearreglos cromosómicos (Lande 1979: 239). Esta dificultad podría verse parcialmente superada por conclusiones teóricas recientes que indican que en una población subdividida en la que tiene lugar la extinción y recolonización al azar de los demos constituyentes, puede tener lugar una considerable diferenciación genética interdémica aún cuando exista flujo génico entre dichos demos (Slatkin 1981: 869). La dificultad de concebir un estadio heterocariotípico fuertemente heterótico negativo como primera etapa desencadenante de la especiación cromosómica sigue siendo, sin embargo, un inconveniente serio para aceptar la factibilidad de la transiliencia cromosómica. Pero la nueva concepción del papel de los factores moleculares en la especiación permite también superar esta dificultad. Las posibilidades ya analizadas de la especiación por incompatibilidad mecánica del genoma implican el rápido establecimiento de una población de individuos con las mismas secuencias mutantes de ADN repetitivo, a través de amplificaciones y transposiciones que operan con facilidad y frecuencia entre los cromosomas. Dover *et al.* (1981: 346) han adelantado que la tasa de fijación de un nuevo patrón secuencial dependerá de la tasa de movilidad de las secuencias involucradas, del numero de cromosomas, el tiempo generacional, el tamaño de la población y la tasa de aparición de otros patrones secuenciales. Indican también que el proceso no implica una reducción concomitante de la adecuación darwiniana de los heterocigotas. En el caso analizado por estos autores, las secuencias altamente repetitivas de alta movilidad intergenómica no involucran necesariamente cambios en el fenotipo morfológico. Pero en el caso de la especiación por reengarce genómico, los cambios secuenciales que subyacen a los cambios estructurales afectarían al proceso regulatorio y sus consecuencias epigenéticas, produciendo cambios morfológicos apreciables (Rose y Doolittle 1983: 159-160). La especiación por transiliencia cromosómica se torna factible, entonces, a la luz de los nuevos conocimientos sobre la organización y la fluidez del genoma de los eucariontes; y lo mismo podría tener lugar tanto sin una manifestación inmediata en el fenotipo morfológico, como a través de cambios drásticos a nivel organísmico. Esto permitiría compatibilizar la contradicción aparente entre tantos casos conocidos de aislamiento reproductivo postcigótico de fundamento cromosómico entre especies sinmórficas (Reig 1983), y las conclusiones de Allan Wilson y sus colaboradores sobre la correlación entre los cambios cromosómicos y la tasa de evolución organísmica a través de los cambios en la regulación génica dependientes de la estructura cromosómica (Wilson 1975; Wilson *et al.* 1974a, 1974b; ver también discusión en Aguilera 1981, Reig 1979a).

La divergencia genética y la especiación

La pregunta sobre qué cantidad de cambio genético presupone la especiación, contestada imprecisamente por Mayr al decir que la especiación se acompañaba de una "revolución genéti-

ca", requería, para ser contestada con rigor, disponer de métodos que permitiesen evaluar y cuantificar adecuadamente la diferenciación genética que existe entre las especies. Como se ha indicado reiteradamente (ver Reig 1981a) la aplicación simultánea por Harris y por Hubby y Lewontin, en 1966, de las técnicas electroforéticas para el estudio de la variación genética, y el desarrollo ulterior de metodos cuantitativos para evaluar las diferencias genéticas entre las poblaciones, permitieron disponer sólo desde entonces de un método adecuado para estudiar el grado de diferenciación genética involucrado en el proceso de especiación. Una serie de investigaciones iniciadas por Francisco Ayala y sus colaboradores (ver síntesis en Ayala 1975, Avise 1976) permitieron suponer que estadios crecientes de diferenciación específica implicaban estadíos crecientes de diferenciación al nivel de los genes estructurales detectables por electroforesis y que el aislamiento reproductivo se alcanzaba a través de un cambio muy considerable en la organización genética de las poblaciones que implicaba, como término medio, más de cincuenta sustituciones alélicas por cada cien loci. Pero investigaciones simultáneas de otros autores habían llegado a demostrar el desarrollo de mecanismos efectivos de aislamiento reproductivo en plantas y diversos grupos de animales (ver síntesis en Reig 1981b) que implicaban en algunos casos menos de diez sustituciones alélicas por cada 100 loci, y otro tipo de investigaciones pudo demostrar la posibilidad de alcanzar el aislamiento reproductivo con solo dos o tres substituciones alélicas sobre la totalidad del genomio (por ej.: Tauber y Tauber 1977). Estos hechos indicaron que la especiación no siempre presupone cambios notables del acervo génico, por lo menos en cuanto a los genes estructurales que codifican proteínas y que son los que se detectan por electroforesis. Ante estos hallazgos, Ayala y Valentine (1979) propusieron que si bien la especiación geográfica involucraba la lenta diferenciación de los loci estructurales, en el caso de la especiación cuántica el aislamiento reproductivo podía alcanzarse sin una modificación importante al nivel de dichos genes. Pocos años antes Wilson (1975, 1976) había restado importancia al papel de la diferenciación en los genes alozímicos para el proceso de la especiación, insistiendo en que los cambios genéticos verdaderamente significativos que tienen lugar en dicho proceso son aquellos que involucran a los genes reguladores y que se asocian por lo general con reordenamientos estructurales de los cromosomas. Nevo y Cleve (1978), sin inclinarse necesariamente por dar preeminencia a la divergencia regulatoria, también habían concluído que, en general, la especiación puede alcanzarse con muy pocos cambios a nivel genético, y que la divergencia en los genes estructurales que se observa entre las diversas especies podría deberse más bien a una diferenciación que tuvo lugar luego de que se hubiesen producido los acontecimientos originales del surgimiento de las barreras reproductivas que las separan. En este sentido, es interesante que Avise (1977) haya encontrado que el grado de divergencia genética entre las especies se correlaciona mejor con la distancia temporal de su separación que con el número de acontecimientos especiogénicos que las separan.

Como es tan frecuente en la teoría evolutiva, estamos nuevamente ante una confrontación innecesaria entre teorías contrapuestas que, en realidad, pueden considerarse complementarias. Pues nada se opone a la aceptación de que un proceso de especiación por divergencia adaptativa presuponga la lenta acumulación de sustituciones alélicas en genes alozímicos que no afecten sitios funcionales de las proteínas, pero entre los cuales algunos cambios pueden tener efectos drásticos de tipo adaptativo con efectos pleiotrópicos correlacionados con el surgimiento de incompatibilidades reproductivas. Ni a que ese proceso pueda tener lugar con mayor probabilidad en situaciones que favorezcan complejos poligénicos multilócicos que aceleren la divergencia y la especiogénesis. Sabemos ahora también que cambios inducidos en los patrones secuenciales del ADN medianamente repetitivo puede producir efectos especiogénicos sin producir alteraciones en el fenotipo adaptativo, y que otros cambios moleculares de ese tipo pueden producir mutaciones "sistémicas" en un sentido neogoldschmidtiano de fundamento macromolecular que alteren súbitamente el patrón de la regulación incidiendo sobre la estructuración cromosómica. Em ambos casos, la especiación puede surgir súbitamente sin dar tiempo a la acumulación de mutaciones en los loci alozímicos. Distintos tipos de cambio genético están involucrados en el proceso de la génesis de los mecanismos de aislamiento reproductivo, y lo significativo no es la cantidad del cambio sino su capacidad para generar barreras reproductivas. La especiación no es, entonces, desde el punto de vista genético, ni acumulativa y gradual a nivel de genes estructurales, ni exclusivamente regulatoria. Es un proceso genéticamente plural en que distintos fenómenos, drásticos o graduales, funcionales o inicialmente no funcionales, pueden conducir al mismo resultado: el surgimiento y la fijación y expansión ulterior de mecanismos irreversibles de aislamiento reproductivo.

EPILOGO

Quizás la conclusión más evidente de este recorrido por el desarrollo de las ideas sobre la especie y la especiación desde Darwin hasta nuestros días es que la teoría que se comenzó a estructurar a partir de "El Origen de las Especies", sólo empezó a perfilarse como capaz de dar cuenta del problema enunciado en el título de esa obra después de la muerte de su autor. Resulta también claro que las inconsecuencias de Darwin en cuanto a la concepción de las especies, y su incapacidad para formular una explicación consistente de los procesos que conllevan a su formación, eran insalvables para su época. Y ello porque se carecía entonces de teorías auxiliares que reconociesen su naturaleza como sistemas genético-poblacionales y que explicasen el verdadero carácter de las discontinuidades interespecíficas, la naturaleza de la variación hereditaria y el papel del aislamiento.

Pero el lector también habrá advertido que por más que el advenimiento de la genética de poblaciones y su integración con la experiencia de los naturalistas en la "síntesis moderna" fue un requisito indispensable para compatibilizar la teoría del aislamiento con la teoría de la selección natural e incorporarlas a la explicación de los procesos especiogénicos, dicha síntesis introdujo un paradigma, el de la especiación alopátrida, que reviste mayor valor heurístico que epistémico, y que sólo se nos presenta en la actualidad como una aproximación grosera a la evidente complejidad y pluralidad de los procesos que conllevan a la diferenciación de las especies.

Recién estamos comenzando a comprender la naturaleza y la diversidad de dichos procesos. Los factores geográficos determinan sin duda el marco de referencia de algunos de ellos. Pero es ahora obvio que la segregación espacial no constituye un requisito ineludible para que surja el aislamiento reproductivo. La primacía la tienen mecanismos genéticos y ecológico-estructurales que pueden conducir a la especiación con o sin la presencia de barreras extrínsecas. Por otra parte, el descubrimiento de una complejidad insospechada en el material hereditario nos está comenzando a hacer comprender que dichos mecanismos genéticos poseen una diversidad en su estructura y en su acción que era inimaginable hasta hace muy poco tiempo. Ya no se trata de discutir el grado y el tipo de los cambios genéticos que se correlacionan con la especiación dentro de la antinomia mucho cambio versus poco cambio, o genes estructurales versus genes reguladores. Ni tampoco se trata de discutir la factibilidad teórica de la especiación cromosómica en el contexto de una teoría genético-poblacional fundamentada en la dinámica de genes codificantes enteros y pasivos. Sabemos ahora mucho más sobre la naturaleza molecular del material hereditario y sabemos que los genes están subdivididos y que existen secuencias no codificantes dinámicas y móviles que promueven nuevos tipos de mutaciones de efectos aislantes que pueden alterar o no los patrones de regulación. Este nuevo conocimiento está comenzando a tornar cada vez más translúcida la tradicional caja negra de los procesos especiogénicos. La teoría de la especiación acorde con estos progresos está en pleno proceso de construcción. Y esto está sucediendo a un ritmo tan acelerado que es probable que lo que el lector acaba de leer en este ensayo no sea más que una antigualla dentro de muy pocos años.

BIBLIOGRAFIA

AGUILERA, M., 1981. Análisis intragenérico de la evolución cromosómica en algunos grupos de mamíferos. En: O. A. Reig (comp.), Ecología y Genética de la Especiación Animal: 191-209. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar, Caracas.

ALLEN, G.H., 1968. Thomas Hunt Morgan and the problem of natural selection. J. Hist. Biol. 1: 113-139.

ALLEN, G.H., 1969. Hugo de Vries and the reception of the mutation theory. J. Hist. Biol. 2: 55-87.

ARNASON, U., 1972. The role of chromosomal rearrangement in mammalian speciation, with special reference to Cetacea and Pinnipedia. Hereditas 70: 113-118.

ATCHLEY, W.R., & D. WOODRUFF, 1981. Evolution and speciation. Essays in honor of M.J.D. White. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

AVISE, J.C., 1976. Genetic differentiation during speciation. In F.J. Ayala (edit.), Molecular evolution: 106-122. Sinauer Asso. Inc., Sunderland, Mass.

AVISE, J.C., 1977. Is evolution gradual or rectangular? Evidence from living fishes. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 74: 5083-5087.

AYALA, F.J., 1975. Genetic differentiation during the speciation process. Evol. Biol. 8: 1-78.

AYALA, F.J., 1981. Speciation: stages, modes and genetic analysis. In O.A. Reig (compilador), Ecología y Genética de la especiación animal: 45-67. Editorial Equinoccio, Univ. Simón Bolívar, Caracas.

AYALA, F.J., 1982. The genetic structure of species. In R. Milkman (edit.), Perspectives on evolution: 60-82. Sinauer Asso., Inc.: Sunderland, Mass.

AYALA, F.J., & J.W. VALENTINE, 1979. Evolving, the theory and processes of organic evolution. The Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, Cal.

BAKER, A.E.M., 1981a. Gene flow in house mice: introduction of a new allele into free-living populations. Evolution 35: 243-258.

BAKER, A.E.M., 1981b. Gene flow in house mice: behaviour in a population cage. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 85-90.

BASAÑEZ, M.G., 1981. Estudio de la zona de contacto e hibridación entre las formas cromosómicas 2n=46, 2n=48 y 2n=50 de la superespecie *Proechimys guairae* (Rodentia Echimyidae. Tesis de Licenciatura, Universidad Simón Bolívar.

BATESON, W. 1894. Materials for the study of variation. MacMillan Press, London.

BENGTSSON, B.O., 1980. Rates of karyotype evolution in placental mammals. Hereditas 92: 37-47.

BENGTSSON, B.O., & W.F. BODMER, 1976. On the increase of chromosome mutations under random mating. Theoret. Popul. Biol. 9: 260-281.

BINGHAM, P.M., M.G. KINDWELL, & G.M. RUBIN, 1982. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis: the role of the P-element, a P-strain-specific transposon family. Cell 29: 995-1004.

BONNIER, G., 1927. Species-differences and gene-differences. Hereditas 9: 137-144.

BREGLIANO, J.C., G. PICARD, A. BUCHETON, A. PELISSON, J.M. LAVIGE, & P. L'HERITIER, 1980. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. Science 207: 606-611.

BRITTEN, R.J., & E.H. DAVIDSON, 1969. Gene regulation for higher cells: a theory. Science, 165: 346-357.
BRITTEN, R.J., & E.H. DAVIDSON, 1971. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelties. Quart. Rev. Biol., 46: 111-133.
BUNGE, M. 1969. La investigación científica: su estrategia y su filosofía. Editorial Ariel, Barcelona.
BUSH, G.L., 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. system., 6: 339-364.
BUSH, G.L., 1981. Stasipatric speciation and rapid evolution in animals. In W.R. Atchley & D.S. Woodruff (edits.), Evolution and speciation: Essays in honor of M.J.D. White: 201-218. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
BUSH, G.L., 1982. What do we really know about speciation? In R. Milkman (edit.), Perspectives on evolution: 119-128. Sinauer Asso., Inc., Sunderland, Mass.
BUSH, G.L., S.M. CASE, A.C. WILSON, & J.L. PATTON, 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 74: 3942-3946.
CAMPBELL, J.H., 1982. Autonomy in evolution. In R. Milkman (edit.) Perspective on evolution: 190-202. Sinauer Asso., Inc., Sunderland, Mass.
CARSON, H.L., 1957. The species as a field for gene recombination. In The Species problem: 23-28. Amer Assoc. Advanc. Sci., Washington.
CARSON, H.L., 1975. The genetic of speciation at the diploid level. Amer. Nat. 109: 83-92.
DALY, J.C., 1981. Effects of social organization and environmental diversity on determining the genetic structure of a population of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Evolution 35: 689-706.
DARNELL, J.E., 1978. Implications of RNA-RNA splicing in evolution of eukaryotic cells. Science 202: 1257-1260.
DARWIN, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray Publ., London.
DAVIDSON, E.H., & R.J. BRITTEN, 1979. Regulation of gene expression: possible role of repetitive sequences. Science 204: 1052-1059.
DELAGE, Y., & M. GOLDSMITH, 1909. Les théories de l'évolution Ernest Flamarion, édit., Paris.
DOBZHANSKY, T., 1937 Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
DOBZHANSKY, T., 1955. A review of some fundamentals concepts and problems of population genetics. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20: 1-15.
DOBZHANSKY, T., F.J. AYALA, G.L. STEBBINS, & J.W. VALENTINE, 1977. Evolution. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
DOOLITTLE, W.F., 1981. Prejudices and preconceptions about genome evolution. In G.G.E. Scudder & J.L. Reveal (eds.) Evolution today. Proc. 2nd. Intern. Congr. System. & Evol. Biol.: 197-206.
DOVER, G.A., & R.B. FLAVELL (Eds.) 1982. Genome evolution. Academic Press, London.
DOVER, G.A., T. STRACHAN & S. D.M. BROWN, 1981. The evolution of genomes in closely-related species. In G.G.E. Scudder & J.L. Reveal (eds.), Evolution today, Proc. 2nd. Intern. Congr. System & Evol. Biol.: 337-349.
ELDREDGE, N., & S.J. GOULD, 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In T.J.M. Schopf (ed.), Models in Paleobiology: 82-115. Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
ENDLER, J.A., 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Monographs in Population Biology Nr. 10. Princeton Univ. Press, Princeton. New Jersey.
FAGERSTROM, J.A., 1978. Modes of evolution and their chronostratigraphic significance: evidence from Devonian invertebrates in the Michigan Basin. Paleobiology 4: 381-393.
FUTUYMA, D.J., & G.C. MAYER, 1980. Non-allopatric speciation in animals. Syst. Zool., 29: 254-271.
GEORGE, W., 1964. Biologist philosopher. A study of the life and writing of Alfred Russel Wallace. Abelard-Schuman, London.
GINGERICH, P.D. 1976. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. Am. J. Sc. 276: 1-28.
GOLDSCHMIDT, R.B., 1940. The material basis of evolution. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
GOULD, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 6: 119-130.
GOULD, S.J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In R. Milkman (ed.), Perspectives on evolution: 83-104. Sinauer Asso. Inc., Sunderland, Mass.
GOULD, S.J. 1983. El darwinismo y la expansión de la teoría de la evolución. Interciencia 8: 143-153.
GRANT, V., 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23. 337-363.
GRANT, V., 1971. Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York.
GRANT, V., 1977. Organismic evolution. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
GULICK, J.T., 1887. On the means evolution through cumulative segregation. J. Linn. Soc. Zool. 20: 189-274.
GULICK, J.T., 1891. Intensive segregation, or divergence through independent transformation. J. Linn. Soc. Zool. 23: 312-380.
HALLAM, A., & S.J. GOULD. 1975. The evolution of Bmisch and American middle and upper Jurassic Gryphaea: a biometric study. Proc. R. Soc. Londo: , Ser. B, 189: 511-542.
HEDRICK, P.W., 1981. The establishment of chromosomal variants. Evolution 35: 322-332.
HULL, D.L., 1965. The effect of essencialism on taxonomy: two thousand years of stasis. Brit. J. Philos. Sci. 15: 314-326; 16: 1-18.
HUNKAPILLER, T., H. HUANG, L. HOOD, & J.H. CAMPBELL, 1982. The impact of modern genetics on evolutionary theory. In R. Milkman (ed.) Perspectives on evolution: 164-189. Sinauer Asso., Inc., Sunderland, Mass.
JORDAN, D.S., 1905. The origin of species through isolation. Science 22: 545-562.
JORDAN, K. 1896. On mechanical selection and other problems. Novit. Zool. 3: 426-525.
KAINA, B., & R. RIEGER, 1979. Chromosomenmutationen, Karyotyp Polymorphismus und Speciation. Biol. Zentrbl. 98: 661-697.
KELLOG, D.E., 1975. The role of phyletic change in the evolution of Pseudocubus vema (Radiolaria). Paleobiology 1: 359-370.
KEY, K.H.L., 1981. Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. Syst. Zool. 30: 425-458.
KINDWELL, M.G., J.F. KINDWELL, & J.A. SVED, 1977. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*, a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. Genetics 86: 813-833.
KIRPATRICK, M. 1982a. Quantum evolution and punctuated equilibria in continuous genetic characters. Amer. Natur. 119: 833-848.
KIRPATRICK, M. 1982b. Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution 36: 1-12.
KOMAROV, V.L., 1940. Uchenie of vide u rastenii. Izdat. Nauka, Moskvá-Leningrad.
LAMARCK, J.B. DE. 1806 (1907). Discours d'ouverture An VIII, An X, and XI et 1806. Bull. Scient. France et Belgique, Paris.
LANDE, R. 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. Evolution 30: 314-334.
LANDE, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. Evolution 33: 234-251.
LANDE, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. Evolution 36: 213-223.
LESCH, J.E., 1975. The role of isolation in evolution: George J. Romanes and John T. Gulick. Isis 66: 483-503.
LEWONTIN, R.C., 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia Univ. Press? New York.
LITTLEJOHN, M.J., 1981. Reproductive isolation: a critical review. In W.R. Atchley & D. Woodruff (eds.), Evolution and speciation: 298-334. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
MAMSIN, A.S. 1966. Filosoficheskii problemy sovremienoi biologii. Izdat. Nauka, Moskvá-Leningrad.
MAYNARD SMITH, J. Sympatric speciation. Amer. Natur. 100: 637-650.
MAYR, E., 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press. New York.
MAYR, E., 1955. Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution. Trans. Roy. Entomol. Soc. London 107: 45-66.
MAYR, E., 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
MAYR, E., 1980a. Prologue: some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. In. E. Mayr & W.B. Provine, The evolutionary synthesis: 1-48. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
MAYR, E., 1980b. The role of systematics in the evolutionary synthesis. In E. Mayr & W.B. Provine, The evolutionary synthesis: 123-136. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
MAYR, E., 1982. The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
MAYR, E., 1983. Especiacion y macroevolución. Interciencia 8: 133-142.
MURRAY, J., 1972. Genetic diversity and natural selection. Oliver & Boyd, Edimburg.
NEVO, E., & H. CLEVE, 1978. Genetic differentiation during speciation. Nature, 273, Nr. 5676: 125-126.
ORZACK, S.H., 1981. The modern synthesis is partially Wright? Paleobiology 7: 128-131.
OSTOYA, P., 1951. Les théories de l'évolution. Origines et historie du transformisme et des idées qui s'y rattachent. Payot, Paris.
PATTERSON, B. 1949. Rates of evolution in taeniodonts. In G.L. Jepsen, E. Mayr, & G.G. Simpson (eds.), Genetics, paleontology and evolution: Princeton Univ. Press, Princeton.
PETRY, D. 1982. The pattern of phyletic speciation. Paleobiology 8: 56-66.
PROVINE, W.B., 1971. The origins of theoretical population genetics. Univ. of Chicago Press, Chicago.
RACHOOTIN, S.P., & K.S. Thomson, 1981. Epigenetics, paleontology and evolution. In G.G.E. Scudder & J.L. Reveal (eds.), Evolution today, Proc. 2nd. Intern. Congr. System. Evol. Biol.: 181-193.

NEM.

REIG, O.A. 1979a. El significado biológico-poblacional y evolutivo de los cambios en el sistema cromosómico, con especial referencia a los vertebrados. In J. Rabinovich y G. Halffter (compiladores), Tópicos de Ecología Contemporánea: 87-110. Fondo de Cultura Económica, Mexico.
REIG, O.A. 1979b. Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. Rev. Venez. Filos. 11: 79-106.
REIG, O.A. 1981a. Breve reseña del estado actual de la teoría de la especiación. En O.A. Reig (compilador), Ecología y Genética de la Especiación Animal: 11-42. Editorial Equinoccio, Univ. Simon Bolivar, Caracas.
REIG, O.A. 1981b. Modelos de especiación cromosómica en las casiraguas (genero *Proechimys*) de Venezuela. En O.A. Reig (compilador): Ecología y Genética de la Especiación Animal: 149-190. Editorial Equinoccio, Univ. Simon Bolivar, Caracas.
REIG, O.A. 1982. The reality of biological species: a conceptualistic and a systemic approach. In Logic, Methodology and Philosophy of Science VI: 479-499. Proc. VIth. Internat. Congr. Logic, Method. & Phil. of Sci. Hannover, 1979.
REIG, O.A. 1983. Significado de los metodos citogeneticos para la distinción y la interpretacion de las especies, con especial referencia a los mamiferos. Trabajos III Reunión Iberoamericana Conservación y Zool. de Vertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires (en prensa).
REIG, O.A., M. AGUILERA, M.A. BARROS, & M. USECHE, 1980. Chromosomal speciation in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus Proechimys, Rodentia, Echimyidae. Genetica 52/53: 291-312.
RENSCH, B. 1928. Grenzfälle von Rasse und Art. J. für Ornithologie 76: 222-231.
RENSCH, B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise un das Problem der Artbildung. Borntrager, Berlin.
REYMENT, R.A., 1982. Analysis of trans-specific evolution in Cretaceous ostracods. Paleobiology 8: 293-306.
RIETZ, G.E. Du, 1930. The fundamental units of biological taxonomy. Svensk dot. Tidskrift 24: 33-428.
RIGHTMIRE, G.P. 1930. Patterns in the evolution of *Homo erectus*. Paleobiology: 241-246.
ROMANES, G.J. 1886. Physiological selection; an additional suggestion on the origin of species. J. Linn. Soc. Zool. 19: 337-411.
ROMANES, G.J. 1897. Darwin, and after Darwin, vol. 3, Post-Darwinian questions: isolation and physiological selection. Longmans, Green; London.
ROSE, M.R., & W.F. DOOLITTLE, 1983. Molecular biological mechanisms of speciation. Science, 220: 157-162.
RUBIN, G.M., M.G. KINDWELL, & P.M. SINGHAM, 1982. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis: the nature of induced mutations. Cell 29: 991-994.
SCHOPF, T.J.M., 1981. Punctuated equilibrium and evolutionary stasis. Paleobiology 7: 156-166.
SCHULTZ, R.J., 1969. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. Amer. Nat. 103: 605-619.
SCHWARTZ, O.A., & K.B. ARMITAGE, 1980. Genetic variation in social mammals: the marmot model. Science 207: 665-667.
SEEBOHM, H. 1888. The geographical distribution of the family Charadriidae. H. Sotheran, London.
SEMENOV-TIAN-SHANSKII, A.C., 1910. Taksonomicheskie granitzy vida y ego podrazdelenii. Zap. Akad. Nauk 25: 1-29.
SLATKIN, M. 1981. Population heritability. Evolution 35: 859-871.
SLATKIN, M. 1982. Pleiotropy and parapatric speciation. Evolution, 36: 263-270.
SOLBRIG, O.T. & D.J. SOLBRIG, 1979. Introduction to population biology and evolution. Addison-Wesley Publ. Co., Reading, Mass.
SOUTHERN, E.M. 1975. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. J. Molec. Biol. 98: 503-577.
SPIESS, E.B., 1982. Do female flies choose their mates? Amer. Nat. 119: 675-693.
STANLEY, S.M., 1979. Macroevolution, pattern and process. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
STEBBINS, G.L., 1966. Process of organic evolution. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
STRESEMANN, E., 1919. Ueber die europaischen Baumläufer. Verh. Orn. Ges. Bayern 14: 39-74.
STURTEVANT, A.H., 1938. Essays on evolution. III. On the origin of interespecific sterility. Quart. Rev. Biol. 13: 333-335.
SULLOWAY, F.J., 1979. Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea. Stud. Hist. Biol 3: 23-65.
SYLVESTER-BRADLEY, P.C., 1977. Biostratigraphical tests of evolutionary theory. In E.G. Kauffman & J.E. Hazel (eds.), Concepts and methods of biostratigraphy: 41-64. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Penn.
TAUBER, C.A., & M.J. TAUBER, 1977. Sympatric speciation based on allelic changes at three loci: evidence from natural populations in two habitats. Science 197: 1298-1299.
TEMPLETON, A.R., 1980a. The theory of speciation via the founder principle. Genetics 94: 1011-1038.
TEMPLETON, A.R., 1980b. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. Evolution 34: 719-729.
TEMPLETON, A.R., 1981. Mechanisms of speciation. A population genetic approach. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 23-48.
TEMPLETON, A.R., 1982a. The genetic architecture of speciation. In M.J.D. White & C. Barigozzi (eds.), Mechanisms of Speciation. Plenum Press, New York.
TEMPLETON, A.R., 1982b. Adaptation and the integration of evolutionary forces. In R. Milkman (ed.) Perspectives on evolution: 15-31. Sinauer Asso. Inc., Suderland, Mass.
THODAY, J.M., & T.B. BOAM, 1959. Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. Heredity 13: 205-218.
TURNER, B.J., B.J. BRETT, & R.R. MILLER, 1980. Interspecific hybridization and the evolutionary origin of a gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. Evolution 34: 917-922.
VAVILOV, N.I., 1932. Linneevskii vid kak sistema. Tr. prikl. bot., gen. i sel. 26: 109-134.
VERNON, H.M., 1897. Reproductive divergence: an additional factor in evolution. Nat. Sci., 1897: 179-193.
VRIES, H. de., 1901-1903. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. Veit, Leipzig.
WAGNER, M. 1868. Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Duncker und Humblot, Leipzig.
WAGNER, M. 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Benno Schwalbe, Basel.
WALLACE, A.R. 1876. The geographical distribution of animals. MacMillan, London.
WALLACE, A.R. 1889. Darwinism. An exposition of the theory of natural selection. MacMillan, London.
WALSH, J.B., 1982. Rate of accumulation of reproductive isolation in chromosome arrangements. Amer. Nat. 120: 510-532.
WEISMANN, A. 1872. Ueber der Einfluss der Isolierung auf die Artbildung. Engelmann, Leipzig.
WETTSTEIN, R. von. 1898. Grundzüge der geographisch-morphologische Methode in der Pflanzensystematik. Gustav Fischer, Jena.
WHITE, M.J.D., 1968. Modes of speciation. Science 159: 1065-1070.
WHITE, M.J.D., 1978a. Modes of speciation. W.H. Freeman & Co. San Francisco.
WHITE, M.J.D., 1978b. Chain processes in chromosomal speciation Syst. Zool. 27: 285-298.
WHITE, M.J.D., & C. BARIGOZZI, (eds.), 1982. Mechanisms of speciation. Plenum Press, New York.
WILLIAMSON, P.G. 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. Nature 293: 437-443.
WILSON, A.C., 1975. Evolutionary importance of gene regulation. Stadler Symp. Univ. Missouri 7: 117-133.
WILSON, A.C., 1976. Gene regulation in evolution. In F. Ayala (ed.) Molecular evolution: 225-234. Sinauer Asso. Inc., Sunderland, Mass.
WILSON, A.C., L.R. MAXSON, & V.M. SARICH, 1974a. Two types of molecular evolution: evidence from studies of interspecific hybridization. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 71: 2843-2847.
WILSON, A.C., V.M. SARICH, & L.R. MAXSON, 1974b. The importance of gene arrangement in evolution: evidences from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 71: 3028-3030.
WRIGHT, S. 1941. On the probability on fixation of reciprocal translocations. Amer. Nat. 75: 513-522.
WRIGHT, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4 Variability within and among natural populations. Univ. of Chicago Press, Chicago.
YOUNG, M.W. 1979. Middle repetitive DNA: a fluid component of the *Drosopcila* genome. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 76: 6274-6278.
ZAVADSKII, K.M., 1968. Vid i vidoobrazovanie. Izdat. Nauka, Leningrad.
ZIRKLE, C. 1959. Species before Darwin. Proc. Amer. Phil. Soc. 103: 639-644.
ZOUROS, E., 1982. On the role of Chromosomal inversions in speciation. Evolution 36: 414-416.